Befruchtung und Furchung

des

THIERISCHEN EIES

und

Zelltheilung

nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft

dargestellt

von

Hermann von Jhering,

Dr. med. et phil., Privatdocent der Zoologie und vergleichenden Anatomie
an der Universität Erlangen.

Mit zehn Abbildungen.

LEIPZIG,

Hermann Dege.

1878.

I. Theorie der Befruchtung. Bildungsgeschichte des Eies bis zur Befruchtung.

Von jeher haben die Vorgänge der geschlechtlichen Zeugung, sowohl nach der Seite der Beobachtung als nach derjenigen der Speculation hin, für Naturforscher und Aerzte ein ganz besonders verlockendes Arbeitsfeld gebildet. Schon im Alterthum sehen wir die Fragen, die uns im Folgenden beschäftigen werden, behandelt und zwar gleich in der Weise, dass einander zwei Theorieen entgegen stehen, von denen sich nach *His**) die eine an den Namen des *Hippocrates*, die andere an denjenigen des *Aristoteles* anknüpft. Ersterer liess die Frucht ihren Ursprung nehmen durch die Vermischung des männlichen und des weiblichen, beim Säugethier durch das Menstrualblut repräsentirten, Samen. Diese von *Galen* weiter gebildete „Zweisamentheorie" war für das ganze Mittelalter massgebend. Ihr stand diejenige des *Aristoteles* entgegen, welcher nur von dem Weibe das Material für den Aufbau der Nachkommen geliefert werden lässt, und in dem männlichen Samen nur das bewegende, den Anstoss zur Entwicklung liefernde, Element sieht. Aehnlichen Anschauungen, welche den Samen nicht seiner Substanz nach sich bei der Befruchtung betheiligen lassen, sondern seine Bedeutung in einer von ihm ausströmenden gasförmigen Substanz

---

*) Man vergleiche die äusserst interessante und eingehende Darstellung von *His:* „Ueber die Theorien der geschlechtlichen Zeugung" im Archiv f. Anthropologie Bd. IV. und V.

erblicken, einer Aura seminalis, begegnet man auch durch das Mittelalter hindurch bis in unser Jahrhundert.

Ein fester Boden für Speculationen über die Fortpflanzungsphänomene wurde erst gegen Ende des siebzehnten Jahrhunderts gewonnen, als *de Graaf* in den Eierstöcken die weiblichen und *Leeuwenhoek* im Samen die männlichen Geschlechtsstoffe entdeckte. *Graaf* hielt die Eierstocksfollikel, die ja noch heute seinen Namen tragen, für die Eier selbst und da er die in den Eileitern angetroffenen wirklichen Eier weit kleiner fand, so musste er eine Schrumpfung der Eier annehmen, während doch die naturgemässere Erwartung die einer Massenzunahme im Verlaufe der Entwicklung und zwar von Anfang an gewesen wäre. Die damit in *Graaf's* Theorie befindlichen schwachen Punkte dienten seinen Gegnern zum Angriff. Das Ei sollte nach ihrer Meinung nur den Wohnort und die Brutstelle für dasSamenelement abgeben, welches für sich allein zum Embryo heranwachse. Erst mit der von *K. E. v. Baer* gemachten Entdeckung des Säugethiereies im Innern des *Graaf*'schen Follikel wurde diese Fehlerquelle verstopft.

Die Anhänger beider Richtungen waren in gleich verfehlten Anschauungen über die Tragweite der von ihnen gemachten und verwertheten Entdeckungen befangen, eine Combination beider wurde anfangs nicht versucht. Von der einen wie von der anderen Seite aber wurde die Bedeutung der Geschlechtsstoffe und ihre Beziehung zum Embryo in der Art aufgefasst, dass im Keime schon der ganze künftige Thierleib vorgebildet sein solle, und der ganze Process der Entwicklung sollte daher nur in einer Grössenzunahme und allmählichen Entfaltung der schon präformirten Organe bestehen. Man stellte sich dabei vor, es seien die einzelnen Generationen von Anfang her in einander geschachtelt gewesen, wie die Häute einer Zwiebel und der zur Entwicklung kommende Embryo enthalte daher im Innern einen alle zukünftigen Generationen umschliessenden Kern. Man pflegt diese Einschachtelungs- und Entfaltungs-Theorie als Theorie der Evolution zu bezeichnen. Ihr steht

entgegen diejenige der Epigenese, die, schon von *C. F. Wolff* vertreten, erst in unserem Jahrhundert zur allgemeinen Geltung gelangen konnte. Dieselbe lässt den Embryo sich aus Zellen aufbauen, aus Keimblättern, welche durch Faltenbildungen und Abschnürungen aller Art die Anlagen der Organe aus sich hervorgehen lassen. Das Ei erscheint danach als die vom Mutterthiere gelieferte organische Masse, welche bei stetigem Wachsthum durch immer weiter schreitende Differenzirung von einfachsten Anfängen aus zum complicirt gebauten reifen Thiere sich entwickelt.

Aber auch nachdem die Lehre von der Epigenese zu einer unbestrittenen Wahrheit geworden und die Betheiligung von Same und Ei am Fortpflanzungsacte keinem Zweifel mehr unterlag, waren die feineren Vorgänge der Befruchtung noch lange in tiefes Dunkel gehüllt und ein Blick auf die Literatur der letzten vier Dezennien wird die Unsicherheit, die noch bis vor Kurzem herrschte genügend darthun. Da die Beobachtungen über den Samen sich lange Zeit vorzugsweise auf Wirbelthiere beschränkt hatten, bei welchen der Samen aus Flüssigkeit und Spermatozoen sich zusammensetzt, so war es dahin gekommen, dass man der Flüssigkeit eine zu grosse Bedeutung beimass, wovor wohl schon die Versuche *Spalanzani's* hätten warnen sollen. Wie weit noch *Johannes Müller* davon entfernt war, die Spermatozoen ihrer wahren Bedeutung nach zu verstehen, zeigt der Umstand, dass er in seinem Lehrbuche der Physiologie dieselben für Parasiten halten, resp. die Frage unentschieden lassen konnte, ob die Spermatozoen Parasiten seien oder belebte Urtheilchen des Thieres in dem sie vorkommen.

Erst nachdem erkannt worden war, dass die Samenflüssigkeit bei vielen Thieren fehlt, gelangte die Bedeutung der Samenelemente für die Befruchtung zu allgemeiner Anerkennung. Aber es war nun die Art der Wirksamkeit der Spermatozoen, welche zum Gegenstande des Streites wurde.

Nach *Bischoff* sollte dieselbe im einfachen Contact bestehen, nicht in einer Verschmelzung mit dem Dotter, indem durch die

Berührung eine Einwirkung auf die Lagerung der Atome, eine Umsetzung derselben erfolgen sollte. Dieser Contacttheorie traten nun, zuerst in ziemlich verfehlten, allmählich aber in sachlich begründeten Angaben, alsbald Stimmen entgegen, welche sich für ein Eindringen der Samenelemente in das Ei erhoben. Den Anlass bot vor Allem die wichtige Entdeckung *Keber's**) vom Vorhandensein einer Oeffnung in der Dotterhaut der Flussmuschel. *Keber* nannte diese Oeffnung, die bald auch an den Eiern anderer Thiere aufgefunden wurde, die Micropyle. Unglücklicherweise deutete er einen dicht hinter der Micropyle gelegenen kleinen Körper als Spermatozoenkopf. Diese Angabe musste bald eine Zurückweisung erfahren, die aber in einer Weise erfolgte, welche den wirklichen Verdiensten des genannten Gelehrten keine Rechnung trug. Denn wenn z. B. von *Hessling* die Existenz des „Keber'schen Körpers" ganz geleugnet wurde, so kann das nur als die Auflehnung einer schlechten Beobachtung gegen eine richtige angesehen werden.

Nicht minder unglücklich mit seinen Behauptungen vom Eindringen der Spermatozoen in den Dotter war *Meissner.**) Seine an Nematoden angestellten Untersuchungen erfuhren ganz allgemein entschiedene Zurückweisung. Die von ihm beschriebene Micropyle konnte von anderen Forschern nicht gefunden werden, so wenig wie die von demselben Gelehrten behauptete Umwandlung von Samenelementen in Fetttropfen. Sicher lagen auch der Angabe *Meissner's* von der Existenz einer Micropyle im Seeigeleie Missverständnisse zu Grunde. Trotzdem wurde im Verlaufe der hiermit angeregten Untersuchungen ein Eindringen der Samenelemente in den Dotter wahrscheinlich, wofür vor Allem auch die weite Verbreitung des Vorkommens einer Micropyle sprach. Wurde so auch das Eindringen von Samenelementen in den Dotter für viele Fälle wahrscheinlich gemacht oder bewiesen, und mussten dieser Auf-

---

*) *Keber.* De spermatozoorum introitu in ovula. Königsberg 1853.

**) *G. Meissner.* Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI. 1855 p. 208 ff.

fassung auch Forscher sich anschliessen, die wie *Bischoff* sie lange bekämpft, so blieb dabei doch das Verhalten der Samenelemente im Dotter vollkommen unklar.

Die Frage nach den feineren Vorgängen bei der Befruchtung des thierischen Eies ist erst in den letzten 3—4 Jahren ihrer Lösung zugeführt worden. Die hierbei in Betracht kommenden Arbeiten sind so zahlreich und jede derselben enthält, was bei der Schwierigkeit der Untersuchungen nicht überraschen kann, neben wichtigen Entdeckungen noch so viele Lücken und Ungenauigkeiten, dass es schwer sein dürfte, eine absolut zutreffende, einem Jedem genau das Seine zutheilende Darstellung zu bringen. Die folgende Schilderung kann daher nur bestrebt sein, die Verdienste der einzelnen Forscher in das rechte Licht zu setzen und den Fortschritt der Wissenschaft in ihren wesentlichsten Zügen zu scizziren.

Zwei an dem reifen, der Befruchtung entgegengehenden, Eie auftretende Erscheinungen sind schon seit mehreren Dezennien den Forschern auf dem Gebiete der Embryologie aufgefallen. Einmal das Verschwinden des bis dahin so deutlich ausgebildeten Kernes oder des *Keimbläschens*, dann das Auftreten einiger kleinen aus der Oberfläche des Eies hervorknospenden hellen Körperchen, die als globules polaires (*P. J. van Beneden*) oder gewöhnlich nach dem Vorschlage von *Fritz Müller* als *Richtungskörper* oder *Richtungsbläschen* bezeichnet werden. Es stehen nämlich diese Gebilde in einem bestimmten Zusammenhange mit der Stelle, an welcher die erste Furche bei der Theilung des Eies auftritt und mit einem bestimmten Pole des sich bildenden Embryo, indem sie zumeist den formativen Pol bezeichnen, denjenigen also, an welchem die Theilung der Eizellen am lebhaftesten von Statten geht.

Es lag nahe, zwischen beiden Vorgängen, dem Verschwinden des Keimbläschens und dem Auftreten der Richtungskörperchen, einen causalen Zusammenhang zu vermuthen. In der That war man lange der Meinung, es werde das Keimbläschen in der Gestalt der Richtungskörperchen eliminirt, oder doch es diene den letzteren

ein Theil des Keimbläschens zum Ursprunge, dessen Kern nämlich, der s. g. *Keimfleck*. So *Loren*, *Koren* und *Danielssen* sowie auch *Bütschli* in seinen früheren Arbeiten, wogegen umgekehrt andere wie *Derbès*, *v. Baer*, *Leydig*, *Bischoff* u. A. von dem zu Grunde gehenden Keimbläschen den Keimfleck erhalten wissen wollten. Erst als *Rathke* behauptete, die Richtungskörperchen seien gleichgültige vom Dotter abgelöste Theilchen und *J. Müller* auf Grund seiner Untersuchungen an der in Holothurien schmarotzenden Schnecke Entoconcha lehrte, dass das Keimbläschen bestehen bleibe und sich theile, begann man den Ursprung der Richtungskörperchen nicht mehr in dem Keimbläschen zu suchen. Vor wenigen Jahren erst fand die ältere Auffassung wieder Vertreter in *Oellacher*, *Flemming*, *E. van Beneden*, *Bütschli* u. A. Es sollte das ganze Keimbläschen ausgestossen werden in Form der Richtungskörperchen und mithin in den Kern des sich furchenden Eies nichts von der Masse des Keimbläschens übergehen. Dem wirklichen Verhalten näher kam *Oscar Hertwig*,*) welcher in seiner wichtigen Arbeit über die Befruchtung und Furchung des Seeigeleies die Meinung vertrat, dass das Keimbläschen zwar zum grössten Theile ausgestossen werde, jedoch nicht ganz, indem ein wichtiger Theil desselben im Ei zurückbliebe. *Hertwig* hielt diesen Theil früher irriger Weise für den Keimfleck, wie schon vor ihm am Eie der Medusen und Siphonophoren *P. E. Müller*. Diese durch *Fol* widerlegte Angabe hat *O. Hertwig***) später fallen lassen, indem er zu demselben Ergebnisse gelangte wie jener.

Fol gebührt das Verdienst, zuerst die feineren bei der Eifurchung zu beobachtenden Vorgänge klar erkannt und ihrer Bedeutung nach richtig gewürdigt zu haben. Die bezüglichen Beobachtungen sind in seiner 1873 erschienenen Abhandlung über die

---

*) *O. Hertwig*, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. *Gegenbaur's* Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876 p. 347—434 Tafel X—XIII, sowie Bd. III. 1877 pag. 1—86 Tafel I—V.

**) *O. Hertwig*, Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877 pag. 271—279.

Entwicklung der Geryoniden,*) einer Medusengattung, enthalten. Er beschrieb daselbst die sternförmige Anordnung des Protoplasmas um die sich bildenden Kerne, welche späterhin von so vielen Forschern studirt wurde. Eine eben solche Sternfigur sah nun *Fol* auch der Bildung der Richtungskörperchen bei den Pteropoden voraus gehen. Genauer aber ist die Bildungsgeschichte der Richtungskörperchen von *Bütschli***) in seiner grossen berühmten Arbeit über Zelltheilung beschrieben worden. Da wir weiterhin genauer auf diese Verhältnisse einzugehen haben werden, so mögen hier einige Andeutungen genügen.

Das Keimbläschen betheiligt sich in der That an der Bildung der Richtungskörperchen. Es rückt zu diesem Zwecke an die Oberfläche des Eies, wo es sich in einen spindelförmigen Körper, die *Richtungsspindel* umwandelt. An beiden Polen derselben tritt die sternförmige Dotterstrahlung auf. Nun tritt der peripherische Pol aus der Eioberfläche hervor und wird zum ersten Richtungskörperchen. *Bütschli* glaubte, dass dann der ganze Rest der „Richtungsspindel" auch noch als Richtungskörper austrete, ein Irrthum den *O. Hertwig* berichtigte, indem er zeigte, dass nach Bildung der Richtungskörperchen der Rest der Richtungsspindel im Dotter verbleibt, um am Aufbaue des neuen Kernes oder des s. g. Furchungskernes sich zu betheiligen.

O. Hertwig, dessen Darstellung durch *Fol* wichtige Ergänzungen erhielt, erkannte also richtig, dass ein Theil des Keimbläschens, den er irriger Weise zuerst für den Keimfleck ansah, im Dotter verbleibt. Dieses kernartige, in den Mittelpunkt des Eies wandernde, Gebilde nannte *O. Hertwig* den *Eikern*, im Gegensatze zu einem anderen ähnlichen, der seinen Ursprung einem Spermatozoenkopfe verdankt und den er als *Spermakern* bezeichnete. Beide

---

*) Jenaische Zeitschr. für Med. und Naturwissenschaft Bd. VII. p. 471—492.

**) *O. Bütschli*, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und Conjugation der Infusorien. Frankfurt a. M. 1876. (Als Abdruck aus d. Abh. d. senkenb. naturf. Ges. Bd. X.)

liefern durch Verschmelzung den *Furchungskern*, also den Kern des zum Beginn der Furchung schreitenden Eies. Dieses fundamentale Ergebniss ist durch weitere wichtige Beobachtungen von *Fol* und *Selenka* vollkommen sicher gestellt. Man pflegt wohl auch nach dem Vorschlage *E. van Beneden*'s*) diese beiden kernartigen Gebilde als *Vorkerne* oder *Pronuclei* und dann den einen als männlichen, den anderen als weiblichen Vorkern zu bezeichnen. Die Thatsache des Hervorgehens des Furchungskernes aus der Verschmelzung zweier Vorkerne ist schon vor *Hertwig*, von *Auerbach***) und *Bütschli* am Eie der Nematoden erkannt worden. Aber auch Letzterem, der die Kenntniss von der Entstehung der Richtungskörperchen so wesentlich gefördert hat, ist das Verbleiben eines Theiles der Richtungsspindel im Dotter entgangen. Die Vorkerne waren für die genannten Forscher gleichartige, im Dotterprotoplasma entstehende Gebilde. Erst *O. Hertwig* erkannte den Gegensatz, der in genetischer Beziehung zwischen den Vorkernen besteht, deren es auch mehrere sein können, wenn mehrere Spermatozoen in den Dotter eindrangen.

Das Eindringen der Spermatozoen in den Dotter hat besonders *Fol****) genau beobachtet. Ueber die Art jedoch, wie aus dem Samenelemente der Spermakern hervorgeht, kam er so wenig ins Klare, wie seine Vorgänger. Es blieb *Selenka* vorbehalten in dieser Beziehung den Schlussstein des ganzen Baues zu Tag zu fördern. *Selenka*†) konnte nachweisen, dass von dem in den Dotter ein-

---

*) *E. van Beneden*, Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonaire. Bullt. de l'Acad. roy. de Belgique II. Ser. Tom LXI. Nr. 1. Bruxelles 1876.

**) *L. Auerbach*, Organologische Studien. II. Heft. Breslau 1874.

***) *H. Fol*, Sur le commencement de l'hénogenie chez divers animaux. Archives des sciences phys. et. nat. de la Bibl. univ. et. Revue suisse. Genève. Tom. LVIII Avril 1878. — NB. *Fol* wünscht aus etymologischen Gründen das Wort Ontogenie in Henogenie umgetauft zu sehen.

†) *E. Selenka*, Beobachtungen über die Befruchtung und Theilung des Eies von Toxopneustes variegatus. Vorl. Mittheilung. Erlangen 1877. A. d. Sitzungsber. der phys.-med. Ges. zu Erlangen Heft 10.

dringenden, aus Kopf, Hals und Schwanz zusammengesetzten Spermatozoon nur der Hals erhalten bleibt, indem die beiden übrigen zur Vollbringung des Einbohrens dienenden Theile abgeworfen werden. Der Hals des Spermatozoon schwillt an und wird zum Spermakerne in einer Weise, die weiter unten genauer besprochen und durch instructive Abbildungen erläutert werden soll.

Wir sehen hier zunächst von einer Fortführung der historischen Schilderung ab, indem die Verhältnisse der Zelltheilung uns erst im nächsten Abschnitte beschäftigen können. Es muss nach dieser Einleitung jetzt unsere Aufgabe sein, die kurz berührten Vorgänge näher kennen zu lernen und wir wenden uns zu diesem Behuf zur Betrachtung der Befruchtungsvorgänge am Eie der Seeigel und Seesterne.

Die im Folgenden enthaltene Darstellung von der *Reifung, Befruchtung* und *Furchung des Eies* der Echinodermen bezieht sich theils auf die Eier von *Seeigeln*, theils auf solche von *Seesternen.* Musste es früher so scheinen, als bestände zwischen beiden Ordnungen der Stachelhäuter hinsichtlich der uns beschäftigenden Vorgänge erhebliche Differenzen, so haben sich durch die neueren, für unsere Darstellung massgebenden Untersuchungen von *O. Hertwig, Fol* und *Selenka* die Widersprüche in dem Grade vermindert, dass die folgende Darstellung sich auf beide Gruppen bezieht. Die wenigen wirklich bestehenden Unterschiede und Besonderheiten sollen speciell angemerkt werden.

Die Eierstöcke der Seeigel und Seesterne sind verzweigte Säcke, welche im Innern von einem einfachen Epithele ausgekleidet werden. Aus den Epithelzellen gehen die Eier einfach durch Vergrösserung hervor. Haben sie eine bestimmte Grösse erreicht, so schnüren sie sich vom Eierstocksepithele ab, um im Innern der blindsackförmigen Eierstocksschläuche den weiteren Veränderungen entgegenzusehen, welche die unreife Eizelle in das reife, befruchtungsfähige Ei umwandeln. Diese Veränderungen bestehen nun einerseits im weiteren Wachsthume, einer besonderen Differenzirung

des Zellprotoplasma und der Ausbildung der Eihüllen, andererseits in einer Reihe von Vorgängen, die sich an dem Kerne des Eies, dem Keimbläschen, abspielen und welche mit dem Untergange desselben ihren Abschluss finden. Was nun zunächst die ersteren Vorgänge anbelangt, so führen dieselben dazu, dass schliesslich das Protoplasma der Eizelle eine Differenzirung erleidet, in die grosse Masse des körnigen Dotters und in eine als feine Hülle oder Rinde nach aussen hin denselben umgebende, festere, klare Schicht von ganz geringer Dicke. Nach den Angaben mancher Autoren wäre dieselbe zu äusserst begrenzt von einer feinen Dotterhaut. *Fol*, welcher hierauf besonders geachtet hat, stellt jedoch die Existenz einer solchen Dotterhaut in Abrede und giebt an, dass sie erst später,' nach der Befruchtung, auftrete. Nach aussen von Dotter, der hellen Grenzschicht desselben anliegend, erscheint, vermuthlich als eine Abscheidung desselben, eine ziemlich dicke Hülle von schleimiger oder gallertartiger Beschaffenheit.

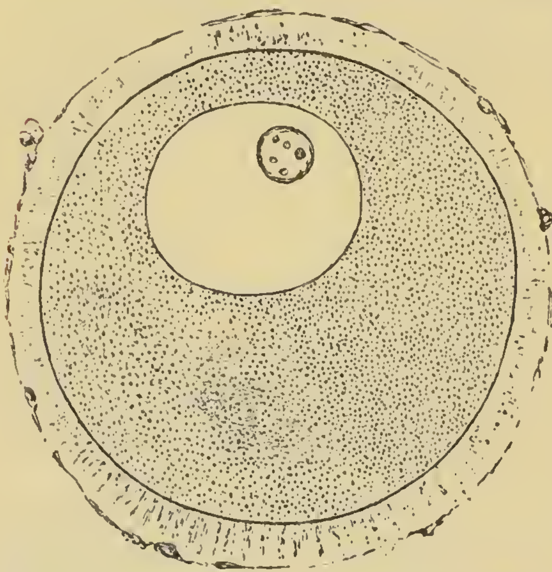


Fig. 1. Reifes Eierstocksei von Asterias glacialis mit Keimbläschen und Keimfleck. Copie nach *Fol.*

Diese Hülle, die wir als Gallertmantel des Eies bezeichnen, nimmt an den späteren wichtigen Veränderungen des Eies keinen Antheil, sie ist ein schützendes, die unmittelbare Einwirkung des Seewassers auf das reife abgelegte Ei verhinderndes oder beschränkendes Gebilde. Hinsichtlich der Entstehung und des schliesslichen Schicksales desselben machte *Selenka* folgende Beobachtungen. Die körnchenfreie Grenzschicht des Eies geräth, wenn der Dotter etwa auf die Hälfte seiner definitiven Grösse herangewachsen ist, ebenso wie der ganze Dotter selbst in lebhafte, zu bedeutenden Gestaltveränderungen führende, Bewegung. Die Grenzschicht des Dotters sendet in den gerade zur Anlage gelangten weichen hellen Gallertmantel Pseudo-

podien-artige Ausläufer, die anfangs als spärliche, plumpe oder büschelartige Fortsätze von rasch wechselnder Gestalt auftreten, endlich aber die Form von zahllosen äusserst feinen, radiär stehenden unbeweglichen, Strahlen annehmen. Nach einiger Zeit gelangt der Dotter wieder zur Ruhe und dann verschwinden auch die strahlenförmigen Ausläufer des Dotters wieder; sie werden eingezogen zur Dotteroberfläche. Welche Bedeutung dieser Process der Fortsatzbildung für den Gallertmantel besitzt, ist unklar. Vielleicht wird damit der Gallertmantel geeigneter gemacht, einen respiratorischen Gaswechsel zu gestatten, oder es wird damit die Beschaffenheit des Gallertmantels in der Weise alterirt, dass er das Eindringen von Spermatozoen leichter gestattet. Jedenfalls ist die angezogene Beobachtung *Selenka's* auch dadurch von Interesse, dass sie zeigt, auf welche Weise in structurlosen Membranen Canäle entstehen können, wie solche in den chitinigen und verkalkten Abscheidungen der wirbellosen Thiere so vielfach angetroffen werden. Die Zahl derartiger Beobachtungen ist keine grosse, wenn auch schon öfters die Bildungsgeschichte der Porencanäle erkannt wurde, wie z. B. von *Carpenter* an Brachiopodenschalen und von mir an den Embryonalschalen der Najaden.

Die anderen Umwandlungen, welche das Ei der Seeigel und Seesterne vor der Befruchtung erleidet, beziehen sich auf den Kern oder das Keimbläschen desselben. Das Keimbläschen des nahezu reifen Eies zeigt die bekannte Beschaffenheit eines Zellkernes. Es ist wie dieser von einer feinen Membran umschlossen. Der Inhalt besteht aus flüssiger und fester Substanz, dem Kernsafte und der Kernsubstanz. Letztere erscheint ihrer Hauptmasse nach als ein stark lichtbrechender Kernkörper, der Keimfleck, welcher im Innern einige Vacuolen einschliesst. Suspendirt wird der übrigens oft wandständige Keimfleck durch ein feines Netzwerk, von vielfach unter einander sich verbindenden Fäden, welche den im übrigen mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraum des Keimbläschens durchsetzen. Auf solche Netze im Innern der Kerne haben neuerdings *Heitz-*

mann und *Flemming* als auf eine weit verbreitete Erscheinung aufmerksam gemacht. Für die Eier der Seesterne sind sie durch *E. v. Beneden* und *Fol* nachgewiesen. Der Darstellung des Letzteren werden wir hinsichtlich der nun zu beschreibenden weiteren Schicksale des Keimbläschens uns anschliessen. Die ersten Veränderungen bestehen darin, dass die Membran des Keimbläschens schlaff wird, sich faltet, wodurch das ganze Keimbläschen eine unregelmässige Gestalt annimmt. Zugleich wird das ganze Gebilde blasser und entzieht sich der Beobachtung. Durch den Zusatz geeigneter Reagentien gelingt es aber, noch einige Zeit nach dem scheinbaren Verschwinden der Membran deren Vorhandensein oder wenigstens noch Reste derselben nachzuweisen, denn es lässt sich dann nicht mehr mit Sicherheit erkennen, ob die gefaltete Membran noch ganz oder ob sie stellenweise zerrissen und aufgelöst ist. Jedenfalls geht schliesslich das ganze Keimbläschen zu Grunde, es vermischt sich mehr oder minder stark mit dem Dotter. In der dunklen körnigen Substanz des letzteren unterscheidet man die Stelle, an welcher das Keimbläschen zu Grunde gegangen, als einen hellen Fleck, als eine nicht deutlich gegen die Masse des grobkernigen Dotters sich absetzende helle, feinkörnige Stelle. Sie enthält auch die Substanz des Keimfleckes, welcher gleichfalls durch Zerbröckelung oder Auflösung untergegangen ist. Von der Substanz dieses hellen Fleckes mag nun immerhin ein Theil an der Stelle zurückbleiben, wo das Keimbläschen lag, um sich allmählich im Dotter aufzulösen, die Hauptmasse desselben betheiligt sich jedenfalls, gegen die Oberfläche des Eies wandernd, an der Bildung eines Körpers, der als Richtungsspindel bezeichnet wird.

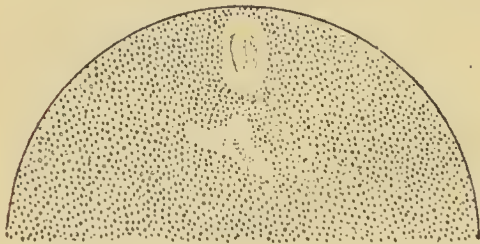


Fig. 2. Ei von Asterias, an dem das Keimbläschen im Begriffe ist zu Grunde zu gehen. Der Gallertmantel ist nicht zugezeichnet. Nach *Fol*.

Zum Verständnisse für das Folgende müssen nun einige Worte bemerkt werden über die s. g. „*Richtungskörper*,“ deren Entstehung

uns beschäftigen soll. Ganz allgemein hat man bei solchen Thieren, deren Eier bei der Entwicklung eine totale Furchung erleiden, im Beginne der Entwicklnng des Eies oder schon kurze Zeit davor einen oder mehrere kleine Körperchen auftreten sehen, die als Richtungsbläschen oder -körperchen bezeichnet werden. Es sind das kleine, rundliche, bläschenförmige Gebilde, welche aus dem Eie ausgestossen werden und an der weiteren Entwicklung desselben keinen Antheil nehmen. Sie bleiben bald noch eine Zeitlang an der Oberfläche des Eies liegen, bald gelangen sie in die das Ei umgebende Flüssigkeit und gehen da zu Grunde. Sie sind werthlose, ausgeworfene Theile, die man daher wohl auch gelegentlich als den Koth des Eies hat bezeichnen können. Früher glaubte man, denselben eine grössere Bedeutnng beimessen zu müssen' *Fritz Müller* bezeichnete sie als Richtungskörperchen, weil sie am Ei an einer bestimmten Stelle austreten, die zu den späterhin das Ei bei der Furchung zerlegenden Spalten in einer festen Beziehung steht. Die Bedeutung dieser Gebilde wird jedoch weniger in ihrem Auftreten an einer bestimmten Stelle oder gar ihren ferneren Schicksalen zu suchen sein, als in den Vorgängen, welche zu ihrer Bildung führen. Diese bestehen nun darin, dass zunächst die helle Stelle, welche dem untergegangenen Keimbläschen entspricht, an die Oberfläche des Eies rückt, um da in gleich zu beschreibender Weise die Richtungskörper aus sich entstehen zu lassen. Es tritt dabei in der erwähnten hellen Stelle eine besondere Organisation auf, welche darin besteht, dass sich in ihr ein ovaler oder spindelförmiger festerer Körper entwickelt, welcher die Richtungspindel darstellt. Um jeden Pol derselben sammelt sich eine geringe Menge von klarem Protoplasma an, welches wie ein Kopf auf dem Ende der Spindel aufsitzt. Das ganze Gebilde, das also aus der Spindel und den beiden endständigen hellen Höfen besteht, erscheint nun von hantelförmiger Gestalt. Die Dottermasse, welche die hellen Höfe umgiebt, erleidet offenbar unter der Einwirkung derselben Umänderungen oder richtiger Aenderungen in der Lage ihrer feinsten

Theile, wodurch eine Scheidung von klarem, körnchenfreiem und von grobkörnigem Protoplasma zu Stande kommt. Es bilden sich dadurch Streifen heller Substanz, welche alle vom hellen Hofe der Hantelfigur so ausgehen, wie die Strahlen von der Sonne. Das ganze Protoplasma in der Umgebung eines jeden der beiden hellen Höfe zeigt somit in Beziehung zu diesen eine ganz charakteristische radiäre Anordnung, wie sie freilich für einen etwas andern Fall unsere Figur 3 darstellt.

Es besteht nun um jeden Kopf der Hantelfigur eine strahlenförmige Sonnenfigur im umgebenden Protoplasma. Gleichzeitig haben sich in der Spindel selbst Veränderungen vollzogen. Die Masse derselben erscheint in ihrer Längsrichtung streifig, ja sie besteht schliesslich aus einer grösseren Anzahl von Bändern oder von Fasern, deren jede von einem Hofe bis zum anderen reicht.

In der Mitte sind diese Fasern meist verdickt, sie sind da varicös angeschwollen. Diese Verhältnisse sind namentlich von *Bütschli* genau untersucht, welcher den so entstandenen Körper als Richtungsspindel bezeichnete. Der ganze Körper mit den Sonnen und ihren Strahlen wird von *Fol* bezeichnet als Amphiaster (Doppelstern) der Richtungskörper. *Auerbach*, der schon früher bei der Kerntheilung dieselbe Figur beobachtet hatte, bezeichnet sie als karyolytische Figur. Aus diesem Amphiaster nun entwickeln sich die Richtungskörper.

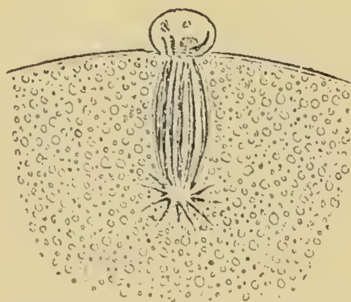


Fig. 3. Theil des Dotters mit der Richtungsspindel von der sich das erste Richtungskörperchen abzuschnüren im Begriffe steht. Ist wie die folgenden Figuren von Asterias und Copie nach *Fol*.

Es wird das dadurch eingeleitet, dass sich der eine Pol der Oberfläche des Dotters sehr nähert und endlich hügelförmig über dieselbe hervorragt. Der ganze eine helle Hof der Richtungsspindel nebst einem Theile des umgebenden Strahlensystems, sowie auch einem Theile der Spindel, ragt dann halbkugelförmig über die Oberfläche des Dotters hervor. Um diese Zeit treten in der hellen Grenzschicht des Dotters nach *Fol's* Beobachtung wieder lebhafte Bewegungen auf. Es bildet sich dabei eine seichte Grube an der

Stelle, wo der äussere Pol des Amphiaster nach aussen hervorragt und von ihr gehen Furchen in der Substanz der Grenzschicht des Dotters aus, als der Ausdruck von Faltelungen in Folge der Contractionen. Dabei wird der Verbindungsstiel des nach aussen ragenden Poles des Amphiaster feiner und schliesslich die Verbindung ganz aufgehoben; der ganze freie Pol des Amphiaster hat sich vom Eie abgeschnürt, er liegt frei an dessen Peripherie als ein rundlicher Körper, der erste „Richtungskörper" in dessen Innern noch streifige Theile als Reste der Spindelfasern erkannt werden können.

Durch die Abschnürung des ersten Richtungskörpers ist der ganze eine Pol des Amphiaster entfernt. Der andere Pol desselben und der Rest der Spindel kommen nun für kurze Zeit zur Ruhe, wobei das ganze Gebilde etwas an Deutlichkeit verliert. Das währt jedoch nur kurze Zeit. Bald werden die noch im Dotter zurückgebliebenen Theile des Richtungsamphiaster wieder deutlicher, der Rest der Spindel streckt sich in die Länge, und am oberen Theile derselben bildet sich von neuem ein Strahlensystem aus, so dass wieder ein ganzer Amphiaster besteht. Der obere Pol desselben wölbt sich dann wieder über die Oberfläche des Dotters vor, um einen neuen Richtungskörper zu liefern. Beim Seeigelei geschieht die Bildung der Richtungskörperchen nicht nach der Ablage der Eier wie beim Seesterne, sondern schon im Eierstocke und sie ist daher nicht leicht nachzuweisen, woraus sich leicht der Umstand erklärt, dass *O. Hertwig* sie früher übersehen und daher denn auch die Bildung derselben und des Eikernes nicht richtig erkannte, während jetzt seine Darstellung sich mit derjenigen von *Fol* ganz im Einklang befindet. Beim Seesternei heben die sich bildenden Richtungskörper von der Grenzschicht des Dotters ein äusserst feines Häutchen ab, durch welches sie noch an der Oberfläche des Eies zurückgehalten werden.

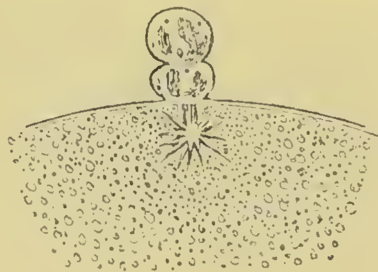


Fig. 4. Dotter mit zwei Richtungskörperchen und der im Dotter verbliebenen inneren Hälfte des zweiten Richtungsamphiaster. Nach *Fol.*

Beim Seeigeleie dagegen fehlt ein solches Häutchen und die Richtungskörperchen gelangen daher gleich in den Innenraum des Eierstockes, wo sie alsbald zu Grunde gehen.

Bei den Seeigeleiern scheint der Fall nicht selten oder gar normal zu sein, dass nur ein Richtungskörperchen gebildet wird. Beim Eie des Seesternes kommt es regelmässig zur Bildung eines zweiten Richtungskörpers und erst nach der Abschnürung desselben hebt in dem im Dotter zurückgebliebenen Reste des Richtungsamphiaster die Entstehung des s. g. Eikernes an. Aus der zurückgebliebenen Masse des Amphiaster entstehen ein oder zwei helle Körperchen mit denen sich bald noch andere kleinere ähnliche verbinden, welche in der Nähe entstanden sind. Aus diesen unter einander verschmelzenden kleinen Körperchen entsteht ein Kern, in dem es auch bald zur Differenzirung von Körperchen kommt, der sog. Eikern *O. Hertwig's* oder der weibliche Vorkern (Pronucleus) *E. v. Beneden's*. Derselbe rückt langsam gegen das Centrum des Eies vor, um in ihm oder nahe dabei zur Ruhe zu gelangen. Während der Eikern sich bildet und gegen den Mittelpunkt des Eies vorrückt, ist er noch umgeben von jenem Systeme von Strahlen, welche den im Eie bleibenden Pol der Richtungsspindel umgeben, auf dessen Kosten wir die Entwicklung des Eikernes vor sich gehen sahen. In dem Masse als der Eikern wächst und dem Orte sich nähert, an dem er zur Ruhe gelangen soll, wird die ihn umgebende Sonnenfigur undeutlicher, um schliesslich zu verschwinden. Die Stelle, an welcher die Bildung des Eikernes anhebt und die Richtungskörper austreten, bleibt nicht selten noch eine Zeit lang, bis zur Zeit der Befruchtung hinaus, als eine etwas vorgewölbte Stelle der Dotteroberfläche kenntlich, für welche *Selenka* die Bezeichnung des *Dotterhügels* vorgeschlagen.

Mit den soeben beschriebenen Veränderungen schliesst die Reihe jener Vorgänge ab, durch welche das reife Ei für die Befruchtung vorbereitet wird. Diese Vorgänge spielen beim Seeigel sich im Innern des Eierstockes ab, vor der Ablage und Befruchtung

der Eier, bei den Seesternen dagegen gleich nach der Ablage der Eier ins Wasser und gleichfalls vor der Befruchtung. Dieses Verhältniss kehrt nicht bei allen wirbellosen Thieren wieder, da die bisher besprochenen, mit der Existenz des Eikernes zum Abschlusse gelangenden, Vorgänge bei vielen derselben, z. B. vielen *Mollusken*, den *Hirudineen* und *Nematoden* der Zeit nach mit dem Befruchtungsacte zusammenfallen. Bei den *Echinodermen* liegt wie bemerkt zwischen der Bildung des Eikernes und der Befruchtung ein grösseres Intervall, doch kann dieses Verhältniss nur als ein thatsächlich vorhandenes, nicht als ein nothwendiges angesehen werden. Leitet man nämlich durch Zusammenmischen der männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte die sog. künstliche Befruchtung ein, z. B. bei den Seesternen, so erfolgt die Entstehung der Richtungskörper und des Eikernes gleichzeitig mit der Befruchtung, gleichwohl aber genau in der gleichen Weise wie bei später erfolgender Befruchtung.

Durch die bisher besprochenen Vorgänge ist nun das zur Ablage reife befruchtungsfähige Ei entstanden. Dasselbe besteht aus folgenden Theilen:

1) Dem körnigen Dotter.
2) Dem im Innern desselben gelegenen Eikerne oder dem weiblichen Pronucleus.
3) Aus der den Dotter umhüllenden dünnen Schicht hellen Protoplasma's.
4) Einer der letzteren aufliegenden, sehr zarten Membran, der Dotterhaut, die aber auch noch fehlen kann.
5) Dem dicken zu äusserst gelegenen Gallertmantel.

———

II. Die Befruchtung.

Das befruchtungsfähige Ei der Seesterne und Seeigel enthält also nicht einen ächten Kern, sondern einen s. g. Vorkern oder Pronucleus. Man bezeichnet denselben als den weiblichen, weil in der Regel noch das Hinzutreten eines ähnlichen aus einem Spermatozoenkopfe hervorgegangenen Vorkernes, des männlichen also, erforderlich ist, um die Furchung des Eies einzuleiten. Der erste Furchungskern ist nicht derselbe, welchen man im befruchtungsfähigen Eie antrifft und den wir auch als Eikern bezeichneten, sondern er ist das Product aus der Verschmelzung des Eikernes und des oder eventuell der Spermakerne. Erst durch die Verschmelzung dieser beiden Gebilde entsteht der s. g. *Furchungskern*, welcher seinerseits nun sich ganz so verhält, wie ein beliebiger Zellkern. Die Existenz des Furchungskernes ist für gewöhnlich die Vorbedingung für den Beginn der Theilung oder „*Furchung*" des Eies. Die Art und Weise, wie diese Furchung vor sich geht, unterscheidet sich in nichts von der Theilung der Zelle überhaupt. Davon unabhängig und scharf davon zu trennen ist aber der Process, durch welchen aus dem Kerne des Eierstockeies oder des „Keimbläschens" der erste Furchungskern hervorgeht. Aus der Masse des als morphologisches Element zu Grunde gehenden Keimbläschens entstehen einerseits die Richtungskörperchen, andererseits der Eikern. Die Copulation des letzteren mit dem Spermakerne liefert den Furchungskern. Der letztere ist ebenso gut ein Zellkern wie das Keimbläschen, so dass ohne Kenntniss von der Vergangenheit eines bestimmten Eies es unter Umständen schwer oder unmöglich sein kann zu sagen, ob es schon befruchtet ist oder nicht. Den Anhalt für die Beantwortung der Frage liefert aber jedenfalls nicht die Beschaffenheit des Zellkernes, sondern andere Umstände, wie das Vorhandensein der Richtungskörperchen oder der oft erst bei der Befruchtung entstehenden Dotterhaut. Die Kerne des unbefruchteten und des befruchteten Eies unterscheiden sich nicht in

irgend welchen wesentlichen Punkten. Wenn nun der zum Theil der Substanz des Keimbläschens entstammende Eikern erst durch Verschmelzung mit dem Spermakerne zum Furchungskern wird, so liegt es nahe, das Product von den Theilstücken zu unterscheiden, und es hat daher der Vorschlag *E. van Beneden's* viel Beifall gefunden, wonach die beiden durch Verschmelzung den Furchungskern liefernden Gebilde als Vorkerne oder Pronuclei zu bezeichnen sind, im Gegensatz zu dem Furchungskerne, welcher den Werth eines ächten Zellkernes besitzt. Es wird somit ein Unterschied statuirt zwischen dem Zellkerne und den constituirenden Elementen desselben, den Vorkernen.

Mit der Aufstellung der Begriffe der Vorkerne ist scheinbar in morphologischer Beziehung ein wichtiger Schritt gethan, und doch glaube ich, dass die im Folgenden geäusserten Bedenken vor einer Ueberschätzung der Bedeutung desselben zu warnen geeignet sind. Zunächst existirt in morphologischer Beziehung kein Gegensatz zwischen Kern und Vorkern, speciell Eikern, denn letzterer wird in übereinstimmender Weise von verschiedenen Autoren als ein Gebilde beschrieben, das ganz den bekannten Bau eines Zellkernes mit Kernkörperchen aufweist. Ein morphologischer Unterschied zwischen Kern und weiblichem Vorkerne besteht daher nicht. Ein solcher existirt aber auch nicht in Bezug auf die weiteren Schicksale des Eikernes, wenigstens nicht im Principe. Wenn nämlich auch in der Regel für den Beginn der Embryonalentwicklung die Vereinigung eines Spermakernes mit dem Eikern erforderlich ist, so kann das doch nicht als ausnahmslos und nothwendig gelten, denn unter Umständen ist mit der Bildung des Eikernes die Reihe der vorbereitenden, der Furchung vorausgehenden Vorgänge abgeschlossen und es erfolgt nun ohne vorherige Befruchtung, die Furchung. Eine solche Entwicklung von Embryonen aus unbefruchteten Eiern fällt bekanntlich unter den Begriff der Parthenogenesis. Dieselbe ist, besonders durch die Bemühungen *v. Siebold's* bei einer Anzahl von Insekten und Krebsen bekannt, wo sie zum Theil

eine überaus wichtige Rolle spielt. Es darf nur an das Beispiel der Bienen erinnert werden. Eine solche parthenogenetische Fortpflanzungsweise kommt nun auch nach *Greeff*'s*) Entdeckung unserem gemeinen Seesterne der Nordsee, dem Asteracanthion rubens zu. *Greeff* züchtete aus unbefruchteten Eiern desselben die bekannten als Brachiolaria und Bipinnaria bezeichneten Larven. Die Entwicklung verlief in ganz normaler Weise, nur etwas langsamer. Für die Angabe, dass die betreffenden Eier wirklich unbefruchtete waren, spricht nicht nur der Bezug derselben aus den Eierstöcken und die Isolirung derselben, sondern auch der Umstand, dass zur Zeit, wo die betreffenden Versuche angestellt wurden, die Hoden der Männchen überhaupt keine reifen Geschlechtsstoffe enthielten. Bei diesen Eiern erfolgte gleichwohl die Entwicklung ganz in der bekannten Weise, nur mit dem Unterschiede, dass natürlich Spermakerne fehlten. Hier sind mithin Eikern und Furchungskern identische Begriffe.

Nach dem eben über die Parthenogenesis der Seesterne Bemerkten ist es einleuchtend, dass eine Unterscheidung zwischen Kernen und Vorkernen nur unter gewissen Voraussetzungen zulässig ist. Aufgeben wird man allerdings diese Eintheilung mit Rücksicht auf das Verhalten des Spermakernes nicht gut können. Denn wollte man schlechthin Kern und Vorkern für identisch halten und in der Bildung des Furchungskernes den Act der Conjugation zweier Zellkerne sehen, so stünde dem der Umstand entgegen, dass der kleine Spermakern weder ein ächter Kern ist, noch auch für sich allein irgend welche Bedeutung erlangen kann. Man wird daher immerhin die Aufstellung des Begriffes der Vorkerne billigen können, jedoch mit der Reserve, dass der weibliche Vorkern um zum Furchungskerne zu werden, nicht nothwendig des Hinzutretens des männlichen bedarf.

---

*) *R. Greeff*, Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. V. Mittheilung. Sitzungsber. d. Gesell. z. Beförderung der gesammten Naturwissensch. zu Marburg 1876, Nr. 5.

In den eben vorausgesandten einleitenden Bemerkungen haben wir in kurzen Zügen das Resultat und den Verlauf des Befruchtungsactes schon andeuten müssen, zu dessen genanerer Betrachtung wir uns nun wenden. Das Verdienst, zuerst auf das Zusammenwirken männlicher und weiblicher Elemente bei der Bildung des Furchungskernes hingewiesen zu haben, kommt *O. Hertwig* zu. Da derselbe jedoch die von ihm zuerst erkannten und gewürdigten Verhältnisse nur mehr oder minder wahrscheinlich machen konnte, so folgen wir der Darstellung von *Fol* und *Selenka*, welche die Angaben *Hertwig's* an geeignetem Untersuchnngsmateriale geprüft und durch wichtige neue Beobachtungen ergänzt haben. Da die Angaben beider Forscher, an Eiern verschiedener Thiere angestellt, wohl in den Hauptzügen übereinstimmen, aber doch auch mancherlei Differenzen erkennen lassen, so wird es bei der Wichtigkeit des Gegenstandes passend sein, die Angaben beider Gelehrten hier mitzutheilen.

Die Untersuchungen von *Fol* sind an den Eiern von Seesternen, von Asterias glacialis, angestellt. Es dringt in der Regel nur ein Spermatozoon ein, oder es gelangt doch wenigstens nur eines in den Dotter, da nach dem Eindringen desselben an der Peripherie des Eies Vorgänge sich abspielen, welche den Eintritt weiterer Samenelemente verhindern. Dieselben bestehen in der Ausbildung einer Membran, welche sich an der Oberfläche des Dotters bildet. Sobald der Kopf des Spermatozoon in den Dotter eingedrungen, hebt sich an derselben Stelle von diesem eine feine Membran ab, welche dann auch an dem weiteren Umfange des Dotters rasch sich bildet und welche den nachfolgenden Spermatozoen genügenden Widerstand entgegenzusetzen vermag, um sie vom Dotter fern zu halten. Nur wenn die Eier durch zu langes Liegen im Seewasser oder in Folge anderer ähnlicher Einwirkungen nicht mehr völlig kräftig sind, bildet sich diese Membran langsam und spät, sodass dann eine grosse Anzahl von Spermatozoen in den Dotter eindringen können, aus welchem sich dann entweder überhaupt keine oder eine monströse Larve entwickelt. Sobald eines der zahlreichen in den

Gallertmantel des Eies sich einbohrenden Spermatozoen etwa bis in die Mitte des Gallertmantels eingedrungen ist, vollziehen sich an der Oberfläche des Dotters bemerkenswerthe Vorgänge (cf. Fig. 5.) Die helle Protoplasmaschicht, welche in dünner Lage den Dotter umgiebt, erhebt sich gegen den Kopf des Spermatozoon hin in einen kleinen rundlichen Hügel. Derselbe spitzt sich alsbald zu und die Spitze gewinnt die Verbindung mit dem Spermatozoenkopf, welcher weiter nach unten hinabrückt und sich in den Dotter einsenkt. Der Faden des Spermatozoon, der anfangs durch seine lebhaften peitschenförmigen Schwingungen das Eindringen in den Gallertmantel veranlasste, kommt nun zur Ruhe. An der Stelle, wo das Spermatozoon in den Dotter eindringt, bilden sich beständig wechselnde büschelförmige Ausläufer. Zwischen ihnen erkennt man noch eine Zeit lang den Schwanz des Spermatozoon, der dann aber mit diesen Ausläufern verschmilzt resp. sich in ihnen auflöst. Die oberste helle Schicht des Dotters bildet nun, wie schon erwähnt, eine Membran, die Dotterhaut, welche sich vom Dotter abhebt. Sie besitzt anfangs ein Loch an der Durchtrittsstelle des Spermatozoon (cf. Fig. 7.), welches sich aber endlich auch schliesst. Die Stelle, an welcher das Spermatozoon eindringt, steht in keiner bestimmten Beziehung zur Austrittsstelle der Richtungskörperchen. Das Verhalten des Spermatozoenkopfes im Dotter wurde nicht ganz genau erkannt, doch schien es *Fol*, dass derselbe an Grösse abnehme und sich in dem Protoplasma auflöse, welches um ihn herum als heller Hof sich ansammelt. Um diesen hellen Fleck herum bildet sich nun wieder die bekannte strahlenförmige Sonnenfigur. Das helle Centrum der Sonnenfigur ist der männliche Vorkern oder der Spermakern. Derselbe rückt langsam gegen die Mitte des Eies vor, wobei die von ihm ausgehenden Strahlen immer mehr an Länge zunehmen. So-

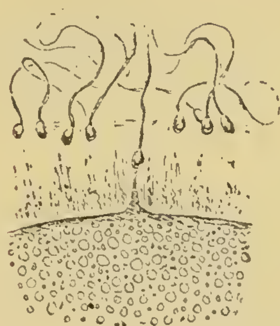


Fig. 5. Stück der Oberfläche des Dotters mit seinem Gallertmantel, in den schon ein Spermatozoon bis zur Hälfte eingedrungen ist und dem von Dotter eine Erhebung zugewandt ist. Nach *Fol*.

bald dieselben an den Eikern heranreichen, tritt dieser aus der Ruhe, in der er sich bis dahin befand heraus und bewegt sich gleichfalls und zwar in der Richtung gegen den seinerseits auf den Eikern zuwandernden Spermakern. Schliesslich treffen beide auf einander, treten erst durch eine schmale Brücke mit einander in Verbindung, aber diese wird rasch kürzer und es erfolgt die vollkommene Verschmelzung beider Vorkerne. Der dadurch entstandene Kern ist der Furchungskern. Bilder wie die, welche der Verschmelzung beider Vorkerne vorausgehen, hatte man auch früher schon gelegentlich beobachtet, aber falsch gedeutet, indem man annahm, es handle sich bei ihnen um Stadien von Kerntheilungen. Wie die letzteren vor sich gehen, werden wir im folgenden Abschnitte zu betrachten haben.



Fig. 6. Dotter, in den das Spermatozoon eingedrungen und von dem sich die Dotterhaut abgehoben hat. Nach *Fol.*

Mit den eben besprochenen Angaben *Fol's* über den Befruchtungsvorgang an den Eiern der Seesterne stehen die Beobachtungen *Selenka's* im Wesentlichen in Einklang. Die Differenzen erklären sich einerseits durch die Verschiedenheit der Untersuchungsobjecte, theils dadurch, dass es *Selenka* gelungen ist, den Vorgang der Entstehung des Spermakernes aus dem Spermatozoenkopfe genauer zu erkennen, als einem der vorausgehenden Forscher. Die Untersuchungen *Selenka's* sind angestellt an den Eiern eines brasilianischen Seeigels des *Toxopneustes variegatus,* eines nahen Verwandten also jener Art, an welcher *O. Hertwig* seine bahnbrechenden Untersuchungen angestellt hatte. *Selenka* entnahm die zu beobachtenden Eier den Ovarien frisch gefangener Seeigel. Die Eier wurden mit dem Inhalte reifer Hoden vermischt und so die künstliche Befruchtung eingeleitet. Die Beobachtung geschah in der s. g. feuchten Kammer in der Weise, dass an der Unterseite des Deckgläschens an einem daran hängenden Tropfen, sich das somit vor jedem Drucke geschützte Ei befand. Die Methode der Untersuchung ist

deshalb nicht ohne Bedeutung, weil davon bis zu einem gewissen Grade der Verlauf der Entwicklungs- und Befruchtungsvorgänge abhängig ist. Untersucht man die zu beobachtenden Eier auf dem Objectträger, nachdem man ein Deckgläschen darüber gelegt, so werden die Vorgänge nicht wenig alterirt. Bei Beobachtung der Entstehung der Richtungskörper kann man dann leicht die ganze Richtungsspindel austreten sehen und dadurch auf den Gedanken

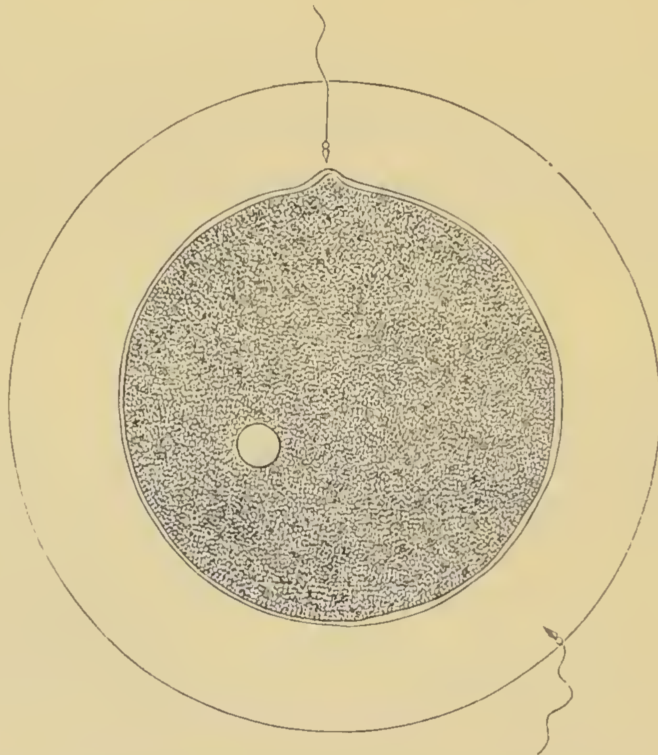


Fig. 7. Reifes Ei mit Eikern von Toxopneustes variegatus nach beendeter Ausstossung der Richtungskörperchen. Diese und die beiden folgenden Zeichnungen sind von *Selenka* nach der Natur angefertigt.

kommen, dass das ganze Keimbläschen ausgestossen werde, wie das in der That von *Bütschli* und *Ed. van Beneden* behauptet wurde.

Bezüglich des Eindringens der Spermatozoen in den Gallertmantel der Eier und durch ihn in den Dotter bemerkt *Selenka*, dass in der Regel nur ein einziges Spermatozoon den Gallertmantel durchbohrt. Nachdem dasselbe längere Zeit durch bohrende Bewegungen sich in denselben hineingearbeitet, gelingt es ihm, mit

dem feinen Köpfchen hindurchzukommen. Zwischen dem Gallertmantel und der Oberfläche des Dotters scheint sich eine geringe Menge flüssiger Substanz zu befinden, da das Spermatozoon, nachdem es den Gallertmantel durchbohrt hat, in der Regel nicht gleich in den Dotter eindringt, sondern erst an seiner Oberfläche umherkreist. Der Canal, welchen dasselbe in den Gallertmantel gebohrt, bleibt noch längere Zeit wegsam. Man sieht durch denselben andere Spermatozoen eintreten und gelegentlich auch wieder nach

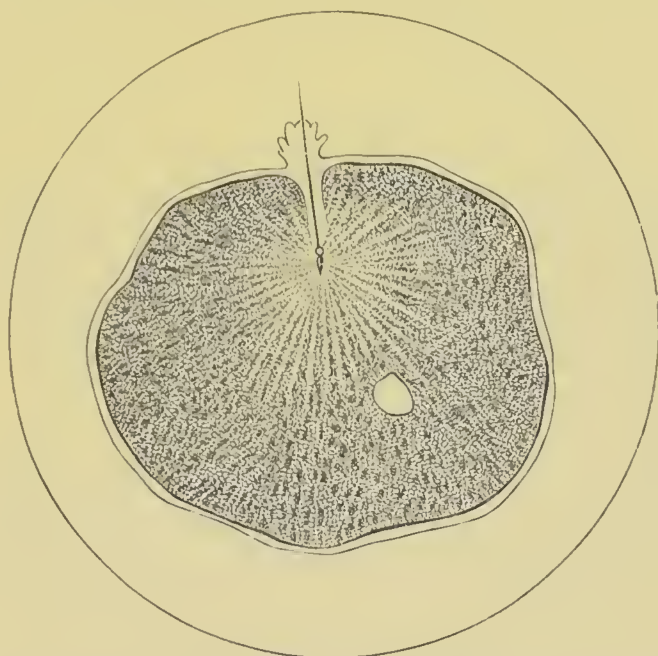


Fig. 8. Ei von Toxopneustes variegatus im Befruchtungsprocess. Um den Spermatozoenkopf ein Strahlensystem. Nach *Selenka*.

aussen wandern. Die Oberfläche des Dotters sahen wir von einer dünnen hellen Protoplasmaschicht eingenommen, welche an einer Stelle in Form eines kleinen Hügels, des Dotterhügels, vorgewölbt war. Der letztere bezeichnet beim Seeigeleie, wie wir oben sahen, den Ort, an welchem die Richtungskörperchen aus dem Dotter ausgetreten sind. An dieser Stelle nun dringt in der Regel das Spermatozoon in den Dotter ein. Dasselbe befindet sich dabei noch in lebhafter, durch den Schwanz verursachter Bewegung, durch welche auch die angrenzenden Theile des Dotters in Erschütterung

gebracht werden. Der Eintritt des Spermatozoon in den Dotter erfolgt zwar in der Regel am Dotterhügel, jedoch nicht immer; es kann dasselbe vielmehr auch an jeder beliebigen Stelle der Dotteroberfläche eindringen, ohne dass dadurch der weitere Verlauf des Befruchtungsactes irgend wie alterirt würde. Beim Seesterneie war das, wie wir sahen, die Regel, da dort ein Dotterhügel nicht existirt. Nachdem der Kopf des Spermatozoon eingedrungen ist in den Dotter, hebt sich von der Oberfläche desselben alsbald ringsum eine feine Membran ab, die Dotterhaut. Die Substanz des Gallertmantels wird nun flüssig und der ganze Gallertmantel verschwindet, indem die Dotterhaut sich immer weiter vom Dotter abhebt, sei es dass dabei die verflüssigte Masse des Gallertmantels durch Diffusion nach innen von der Dotterhaut tritt, sei es, dass derselbe ganz zu Grunde geht.

Sobald das Spermatozoon in die oberflächliche, helle Protoplasmaschicht des Dotters eingedrungen, sammelt sich aus derselben Substanz um den Kopf des Samenelementes an, ihn büschelförmig umfassend. Aus der Mitte des Büschels ragt der Schwanz des Spermatozoon heraus. Mit dem tieferen Eindringen des Spermatozoon in den Dotter senkt sich auch dieser Protoplasmabüschel in denselben ein. Es bildet sich an der Dotteroberfläche eine tiefe, grubenartige Einsenkung, aus deren Mitte der bald unbeweglich werdende Schwanz des Spermatozoon hervorragt, als ein feiner Faden, der alsbald dem Untergange anheim fällt. Ist das Spermatozoon durch bohrende Bewegungen, wobei es mit dem Köpfchen die umliegenden Dotterkörnchen lebhaft durcheinander schleudert, tiefer in den Dotter eingedrungen, bis auf etwa ein Achtel des Eidurchmessers, so hören die Bewegungen plötzlich auf und es bildet sich um den Kopf des Spermatozoon jene schon wiederholt erwähnte strahlenförmige Figur, als deren Mittelpunkt ein den Kopf des Spermatozoon umgebender heller Hof erscheint, der durch eine Ansammlung körnchenfreien Protoplasma's gebildet wird. Die Strahlen nehmen an Länge so zu, dass sie schliesslich das ganze Ei durch-

setzen. Sobald sie den hier nicht genau im Mittelpunkte gelegenen Eikern erreicht haben, geräth dieser in schwache Bewegungen, die *Selenka* denen einer Amöbe vergleicht. Indem nun beide Vorkerne auf einandern zuwandern, treffen sie schliesslich im Mittelpunkte des Eies auf einander.

Die Vereinigung beider wird von *Selenka* folgendermassen beschrieben. Nachdem die stark lichtbrechende Spitze des Spermatozoon abgeworfen und von dem in steter Bewegung befindlichen Dotterprotoplasma fortgeführt worden, bis sie sich endlich dem

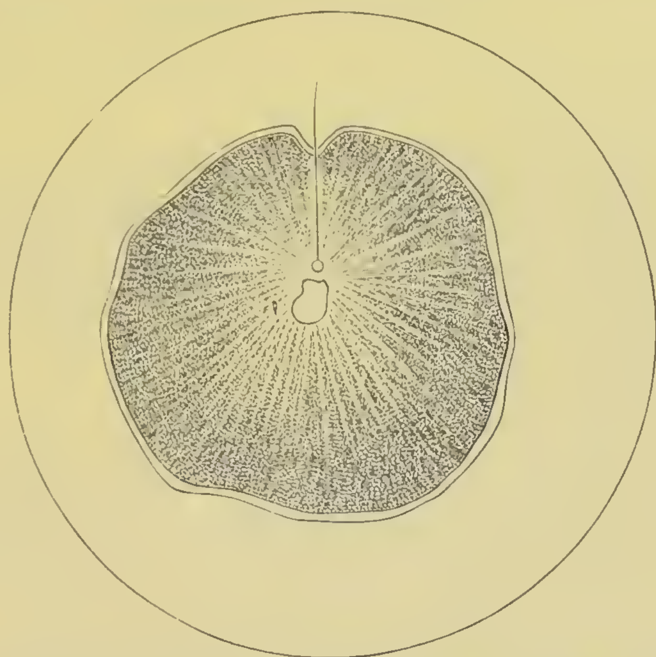


Fig. 9. Ei von Toxopneustes variegatus im Befruchtungsprocess. Der Spermakern hat sich dem Eikern genähert. In der Nähe beider sieht man noch die abgeworfene Spitze des Spermatozoenkopfes.

Auge entzieht, quillt der Hals desselben zu einem Tropfen auf, welcher sich in günstigen Fällen als homogenes Gebilde von etwa Achtelgrösse des Eikerns auswies. Für diesen, den vergrösserten Hals des Spermatozoenkopfes darstellenden, Körper ist der *O. Hertwig*'sche Name des *Spermakernes* in Anspruch zu nehmen. Nachdem sich um diesen Spermakern körnchenfreies Protoplasma als heller Hof der erwähnten strahligen Figur gesammelt hat, vollzieht sich unter lebhaftester Gestaltveränderung des Eikerns eine directe Verschmelzung des Eikerns mit dem Spermakern. Der Eikern

bildet dabei dicke, plumpe Ausläufer gegen den Spermakern hin, die sich an ihn anlegen, ihn in eine napfartige Ausbuchtung aufnehmend, um schliesslich mit ihm ganz zu verschmelzen. Diese directe Verschmelzung von Ei- und Spermakern konnte zwar nur ein einziges Mal beobachtet werden und zwar unter günstigster Beleuchtung und mittelst starken Immersionssystemes, doch war die Erscheinung des Zusammenfliessens so evident, dass kein Zweifel über die Richtigkeit der Beobachtung und Deutung blieb. Sehr häufig aber wurde an anderen Eiern constatirt, wie der Kern ausschliesslich in der Richtung des Spermakerns plumpe Ausläufer entsandte, bis der Spermakern bei der körnigen Beschaffenheit des Dotters sich der Beobachtung entzog.

Die wichtigen Mittheilungen *Selenka's* enthalten auch bezüglich des zeitlichen Ablaufes des ganzen Processes sehr genaue Angaben, von denen hier einige aufgenommen werden mögen. Die Zeitangaben beziehen sich sämmtlich auf den Moment in dem die künstliche Befruchtung eingeleitet wurde.

5 Minuten. Das Spermatozoon ist schon in den Dotter eingedrungen.

10 Minuten. Das Spermatozoon ist im Centrum des Eies angelangt. Das Dotterplasma ist überall in Bewegung. Der Contour des Eies ist runzelig und unregelmässig.

12 Minuten. Der Eikern gelangt durch amöboide Bewegungen zu dem mit einem hellen Strahlenhof umgebenen Spermatozoenköpfchen.

20 Minuten. Verschmelzung des Eikerns mit dem Spermakern zum Furchungskern.

25 Minuten. Der Furchungskern tritt in ein Ruhestadium ein und zeigt zunächst keine amöboiden Bewegungen mehr.

40 Minuten. Der Furchungskern streckt sich und beginnt sich zu theilen.

63 Minuten. Die beiden Furchungskugeln getrennt.

76 Minuten. Beginnende Theilung der Furchungskerne zweiter Generation.

In der bisher gegebenen Darstellung haben wir uns immer an

den häufigsten Fall gehalten, in welchem nur ein Spermatozoon in das Ei eindringt. Nicht selten jedoch sah *Selenka* zwei, drei, selbst vier derselben in den Dotter eintreten. Dann bildete sich um jeden Spermatozoonkopf eine Strahlenfigur, deren jede sich ganz so verhielt wie sonst die eine. Die Spermakerne verschmelzen nie unter einander, sondern nur mit dem Eikerne, der also in solchen Fällen, bevor er zum Furchungskerne wird, mehrere Spermakerne aufnimmt. Die weitere Entwicklung verlief in solchen Fällen ganz wie gewöhnlich. Da die zur Untersuchung benutzten reifen Eier frischen Thieren entnommen waren, wird man den zwar nicht sehr häufig erfolgenden Eintritt mehrerer Spermatozoen in den Dotter nicht für ein abnormes oder gar pathologisches Phänomen ansehen dürfen. Es verdient dies deshalb besonders hervorgehoben zu werden, weil unter Umständen das Eintreten mehrerer oder zahlreicher Spermatozoen in den Dotter in der That für eine pathologische Erscheinung gelten muss. *Fol* und *O. Hertwig* haben in übereinstimmender Weise hierauf hingewiesen. Aber es ist wohl zu beachten, dass es sich in solchen Fällen um Eier handelt, welche in irgend welcher Weise schädlichen Einflüssen ausgesetzt waren. Besonders werden solche dadurch gesetzt, wenn das befruchtungsfähige Ei zu lange im Wasser liegt, bevor die Befruchtung erfolgt. So fand *O. Hertwig*, dass Seesterneier, welche mehr als fünf Stunden unbefruchtet im Seewasser gelegen haben, sich nicht normal entwickeln. Dies tritt schon hervor in dem ungenügenden Grade in dem sich die Dotterhaut vom Dotter abhebt. In solche Eier drangen zahlreiche Spermatozoen ein. Dasselbe erfolgte auch an Eiern, die ihr Keimbläschen noch nicht verloren hatten und mit Sperma in Berührung kamen. Dem gegenüber ist es wichtig, dass aus den oben angeführten Beobachtungen *Selenka's* hervorgeht, dass zwar das Eindringen nur eines Spermatozoen die Regel ist, dass aber auch an ganz frischen kräftigen Eiern das Eintreten mehrerer Spermatozoen nichts seltenes ist, und dass die Entwicklung solcher Eier ganz normal verläuft.

Es wurde oben gezeigt, dass der Eikern aus einigen unter einander verschmelzenden Körperchen entsteht. Erfolgt nun die Befruchtung, bevor die Bildung des Eikernes beendet ist, so kann der folgende von *Fol* beobachtete Fall eintreten. Es bilden sich, wenn mehrere Spermatozoen eindrangen, ebenso viele Spermakerne und diese vereinigen sich mit den zunächst liegenden Vorkernen, die zum Eikerne zusammengetreten wären, wenn die Befruchtung etwas später erfolgt wäre. Jetzt tritt diese Verschmelzung nicht ein, so dass also mehrere kleine Eikerne vorhanden sind, von denen jeder mit einem Spermakerne verschmilzt. Die übrigens unregelmässig verlaufende Furchung liefert dem entsprechend im ersten Stadium statt zwei Furchungskugeln deren gleich vier oder sechs. Es liegt hierin ein Modus der Befruchtung vor, durch den es aus normalen Eiern zur Bildung von monströsen Embryonen oder Nachkommen kommen kann. Dieser Fall wird jedoch selten eintreten und vollends überall da unmöglich sein, wo die Bildung des Eikernes der Befruchtung vorausgeht. Trotzdem kann auch in solchen Fällen, wie die Beobachtungen von *Fol* und *O. Hertwig* zeigen, die Entstehung von Missbildungen ihre Ursache haben in dem Eintritte mehrerer oder zahlreicher Spermatozoen in den Dotter. Doch scheinen es zumeist nur Eier, die ohnehin etwas kränklich oder geschwächt sind, zu sein, bei denen solche abnorme Befruchtungs- und Furchungsverhältnisse zur Beobachtung gelangen. Jedenfalls wird man in Zukunft aber bei der Frage nach den Ursachen monströser Entwicklung auch diesen durch die Zahl der eintretenden Spermatozoen bedingten Verhältnissen als einem der vielen in Betracht zu ziehenden Factoren Rechnung tragen müssen. Ja es muss sogar vorläufig ganz dahin gestellt bleiben, ob Doppelbildungen oder Zwillinge aus einem mit zwei Keimbläschen versehenen Eie entstehen können, da es leicht möglich wäre, dass in solchen Eiern es zur Bildung eines einzigen Eikernes käme.

Dieselben Vorgänge, welche wir bisher an den Eiern der Echinodermen kennen gelernt, wurden auch bei allen bis jetzt

darauf untersuchten anderen wirbellosen Thieren angetroffen. Ja auch bei den *Wirbelthieren* scheinen sie in gleicher Weise zu bestehen. Wenigstens lassen sich die Angaben *Oellachers* über die Bildung der Richtungskörper am *Forellenei* gut mit der obigen Darstellung vereinen und für das *Kaninchen* hat *E. van Beneden* die Betheiligung des Keimbläschens an der Bildung der Richtungsbläschen und die Betheiligung von Vorkernen an der Zusammensetzung des Furchungskernes nachgewiesen. Uebrigens bedürfen beide Objecte offenbar noch weiterer eingehenderer Untersuchung, durch die dann wohl ähnliche Correcturen folgen, wie sie für die Angaben über das *Seesternei* gekommen sind. Beim *Froscheie* fand *O. Hertwig* gleichfalls Eikern und Spermakern. — Die bisher erkannten Differenzen reduciren sich im Wesentlichen auf Schwankungen im zeitlichen Verlaufe der bekannten Vorgänge. Am frühesten geht im Allgemeinen der Keimfleck zu Grunde, welcher z. B. bei *Sagitta* schon vor beendeter Reife des Eies fehlt, und bei den *Schnecken* an den zur Ablage gelangenden befruchtungsfähigen Eiern vermisst wird. So besonders bei den *Heteropoden.* Das Keimbläschen des reifen Eies verschwindet bald kurz vor der Ablage der Eier, wie bei vielen *Coelenteraten* und bei *Sagitta*, bald kurz nach derselben, wie u. a. bei *Pterotrachea.* Ueberall geht der Ausstossung der Richtungskörperchen die Anlage einer Richtungsspindel voraus, doch kann unter Umständen letztere schon lange vor der Entstehung der Richtungskörperchen existiren. So fand *O. Hertwig* an den Eiern einer Muschel *(Tellina)*, dass die Richtungsspindel schon vor der Befruchtung an der Oberfläche des Dotters vorhanden ist, die Richtungskörper aber trotzdem nur nach dem Zutritt von Sperma hervorknospen. Der Verlauf der Befruchtung und die Entstehung und Verschmelzung der Vorkerne ist dann weiterhin die gleiche wie bei den Echinodermen. Bei *Nephelis* existirt nach *O. Hertwig* der Spermakern schon, bevor die Bildung der beiden Richtungskörper beendet ist. —

III. Ueber die Vererbung und über den Begriff der Zelle.

Wir haben jetzt die bei der Befruchtung auftretenden Vorgänge genau kennen gelernt und können somit nun versuchen, durch Besprechung derselben zu einem Verständniss des ganzen Vorganges zu gelangen. Derselbe, um kurz das bisher Erkannte zu recapituliren, bestand also in der Umwandlung des Keimbläschens in die Richtungsspindel, aus der sich einerseits die Richtungskörperchen, andererseits der Eikern entwickelte und in der Entstehung des aus einem Spermatozoenkopfe hervorgegangenen Spermakernes, welcher mit dem Eikerne zum Furchungskerne verschmilzt. Die erste Frage, welche sich hierbei nun erhebt, ist die nach der Bedeutung der Richtungskörperchen. Man hat die Bildung derselben vielfach als eine Phase des Befruchtungsprocesses ansehen zu müssen geglaubt, eine Auffassung, welche mit den von den Eiern der *Echinodermen*, zumal der *Seeigel* oben mitgetheilten Thatsachen absolut unvereinbar ist. Geht doch bei letzteren die Bildung der Richtungskörper der Befruchtung lange voraus. Andererseits ist namentlich bei *Mollusken* der Fall nicht selten, dass beide Phänomene der Zeit nach zusammenfallen. Bei *Tellina* sahen wir die Richtungsspindel so lange unthätig bleiben, bis durch den Eintritt der Befruchtung der Anlass zur Ausstossung der Richtungskörperchen gegeben war. Im Eie der *Hirudineen* ist der Spermakern schon entwickelt nach der Ausstossung des ersten Richtungskörpers und er verharrt in der Mitte des Eies, bis nach Bildung des zweiten Richtungskörpers der Eikern ihm entgegen wandert. Auch in diesen Fällen aber geht die Ausstossung der Richtungskörperchen der Bildung des Furchungskernes voraus. Da nun die Bildung von Richtungskörperchen auch da erfolgt, wo eine Befruchtung überhaupt nicht statt hat, wie bei parthenogenetischer Fortpflanzung, so wird die Ausstossung dieser Körperchen wohl nur als ein die volle Reife des

Eies abschliessender Vorgang angesehen werden können, welcher bald vor, bald nach Einleitung der Befruchtung sich vollzieht.

Was ist nun aber die Bedeutung dieser Richtungskörperchen? Wir sahen oben, dass dieselben nach erfolgter Ausstossung keine weitere Rolle spielen. Es ist zwar die Stelle ihres Austrittes in so fern von Bedeutung, als dieselbe zu den ersten bei der Theilung des Eies auftretenden Furchen in ganz bestimmter Beziehung steht, allein die Richtungskörperchen selbst gehen zu Grunde. Ihre Bedeutung kann daher nicht in irgend einer Leistung für das sich furchende Ei liegen, sondern nur in dem Umstande, dass durch sie gewisse Theile des Eies nach aussen befördert werden. Man hat diesen Vorgang gelegentlich in dem Sinne einer Excretion auffassen wollen, durch welche Theile aus dem Eie entfernt werden, welche für die Entwicklung desselben unbrauchbar seien. So *Semper* und *Selenka.* Allein diese Anschauung hat in den neueren Entdeckungen keine Stütze gefunden. Dass die nach aussen beförderte Materie verbraucht, oder für die Entwicklung unbrauchbar sei, ist zunächst eine Annahme für die sich keinerlei Beweise erbringen lassen. Die Entstehung der Richtungsspindel weist sogar eine solche Annahme entschieden zurück; denn die beiden Pole derselben verhalten sich vollkommen gleichmässig in jeder Beziehung und da nun die eine Hälfte der Richtungsspindel zum Eikerne wird, kann die andere nicht Stoffe enthalten, welche für das Ei absolut unbrauchbar wären.

So wenig, wie die eben vorgetragene Auffassung, befindet sich eine andere nun zu besprechende mit den feststehenden Thatsachen im Einklang. *C. Rabl**) war der Meinung, es stellen die Richtungskörperchen nichts anderes dar, als durch Anpassung an die ungleiche Dotterfurchung erworbene Schutzorgane des Embryo. Indem dieselben, an dem leichteren animalen Pole des sich furchenden Eies gelegen, zwischen die betreffenden Zellen und die Dotter-

*) *C. Rabl*, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. 1876 p. 28 ff. des Sep.-Abdr.

haut eingeschoben sind, sollen sie gleichsam als elastische Ballen den Druck vermindern, den die Dotterhaut sonst auf den Keim ausüben würde. Wenn ich sagte, dass diese Theorie mit den Thatsachen, die sie erklären soll, nicht vereinbar ist, so bezieht sich das einmal auf die Annahme, es seien die Richtungskörperchen für die inaequale Furchung charakteristisch. Denn durch *O. Hertwig* u. A. ist das allgemeine Vorkommen von Richtungskörperchen auch bei solchen Thieren, deren Eier eine äquale Furchung durchmachen, nachgewiesen, wie bei den *Coelenteraten* und *Echinodermen*. Andererseits sahen wir beim *Seeigeleie* Richtungskörperchen auftreten, die frei nach aussen gelangten, ohne durch eine Dotterhaut zurückgehalten zu werden. Aber auch bei den Eiern von *Schnecken* finden sich, wie ich,*) *Bütschli* u. A. nachgewiesen, ähnliche Verhältnisse. Es kommt nämlich erst dann zur Bildung der Dotterhaut, wenn schon ein Richtungsbläschen ausgestossen ist. —

Es können mithin die Richtungskörperchen nicht als Theile angesehen werden, die nach ihrer Bildung noch irgend welchen Nutzen leisten und sie stellen andererseits auch nicht werthlose Stoffe dar, von denen sich das Ei reinigt. Im Gegentheile, sie entstammen dem für die Befruchtung und Furchung des Eies wichtigsten Theile desselben, dem Keimbläschen. Ihre Bedeutung kann daher wohl nur darin gesucht werden, dass die Masse des Keimbläschens durch die Bildung der Richtungskörperchen eine Verminderung erleidet. Eine solche kann aber deshalb ihrem Werthe nach sehr wohl gewürdigt werden, weil ja der Rest des Keimbläschens, der zum Eikerne wird, nicht direct zum Furchungskerne sich gestaltet, sondern erst nach Aufnahme des Spermakernes. Der letztere ist seiner Masse nach erheblich kleiner, als der Eikern, der aber noch unverhältnissmässig mehr gegen den Spermakern überwiegen würde, wenn das ganze Keimbläschen zum Eikerne würde.

---

*) *H. v. Jhering*, Ueber die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. IX, 1875 und: Zur Kenntniss der Eibildung bei den Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, 1877 p. 10.

Wir können die Wirkung des Spermakernes offenbar nur in der physikalisch-chemischen Beschaffenheit seiner Masse suchen, wodurch dann auch Substanz und somit Eigenthümlichkeiten des männlichen Thieres auf den Embryo übertragen werden. In dem aus beiden Vorkernen entstehenden Furchungskerne wird aber der vom männlichen Thiere gelieferte Antheil um so weniger zur Geltung gelangen können, je bedeutender die Masse des weiblichen Vorkernes ist. Es erscheint mir somit *die Bildung und Entfernung der Richtungskörperchen lediglich als ein Mittel, durch welches die Masse des weiblichen Kernmateriales verringert, und ihr allzu bedeutendes Ueberwiegen dem männlichen Vorkerne gegenüber verhindert wird.*

Die Bildung der Richtungskörperchen in phylogenetischer Beziehung muss dann als eine in Anpassung an die Befruchtungsfähigkeit des Eies erworbene Erscheinung angesehen werden. Dass gleichwohl auch an den parthenogenetisch sich entwickelnden *Seesterneiern* es zur Bildung von Richtungskörpern kommt, scheint mir nicht hiergegen zu sprechen; denn das in Ermangelung einer Befruchtung sich parthenogenetisch entwickelnde Ei ist für beide Möglichkeiten vorbereitet. Es ist im Stande, bei künstlich eingeleiteter Befruchtung sich in normaler Weise zu entwickeln, hat aber die Fähigkeit, auch wenn diese ausbleibt, einen normalen Embryo aus sich hervorgehen zu lassen. Der Eikern an und für sich genügt somit für den Eintritt und Ablauf der Entwicklung. Die Veränderung, welche er bei der Befruchtung erfährt, kann daher ihren Werth nicht in der Vermehrung der Kernsubstanz haben, sondern in der Alteration der chemischen Zusammensetzung desselben. Die besonderen chemischen Eigenschaften der Materie des Furchungskernes, welche in letzter Instanz die Ursache sind für die besonderen Eigenthümlichkeiten des erzeugten Thieres und für seine specielle Aehnlichkeit mit seinen Erzeugern, finden ihre Erklärung in der Thatsache, dass die Substanz des Furchungskernes sowohl vom Vater, als von der Mutter geliefert wird.

Der Furchungskern theilt sich bei der Furchung des Eies in zwei neue Kerne zweiter Generation, die sich wieder theilen u. s. w., bis schliesslich im Leibe des ausgebildeten Thieres zahllose Millionen von Zellen vorhanden sind. Die Gesammtmasse der Kerne nimmt natürlich durch Bezug von Stoffen aus dem Zellprotoplasma beständig zu, aber in jedem Zellkerne des erwachsenen Thieres steckt doch noch ein Bruchtheil von der Masse des ersten Furchungkernes, und da nun dieser sowohl männliche, als weibliche Kernsubstanz enthielt so gilt bis zu einem gewissen Grade das Gleiche von jedem Kerne des erwachsenen Thieres.

Damit ist eine Thatsache fundamentaler Bedeutung gewonnen. Jeder Versuch, den Vererbungserscheinungen ein Verständniss abzugewinnen, muss auf ihr fussen. So lange man in den Spermatozoen Gebilde erblicken konnte, die nur durch Contactwirkung einen gewissen Einfluss auf das Ei ausüben, demselben nur den Anstoss zu seiner Furchung geben sollten, musste die Thatsache der Vererbung von Eigenschaften des Vaters auf die Nachkommen unbegreiflich erscheinen. Hat man nun auch schon seit längerer Zeit an eine Verbindung der Spermatozoen mit dem Eie geglaubt, so ist doch jetzt erst der sichere Boden für theoretische Erörterung der Vererbungsfrage gewonnen, nachdem erkannt worden, dass der zum Aufbaue des Furchungskernes vom Vater gelieferte Antheil der Träger ist für die zu vererbenden Eigenschaften. Ja es wird auf diese Weise auch verständlich, wie Eigenschaften des Grossvaters beim Enkel wieder zum Vorscheine treten können. Sicherlich enthalten die chemischen Qualtitäten der Geschlechtsprodukte den Schlüssel für das Verständniss der Uebertragung der elterlichen Charaktere. Ob aber die Chemie je so weit kommen kann, diese specifischen chemischen Qualitäten genau zu analysiren, muss natürlich dahin gestellt bleiben. Vor der Hand ist jedenfalls die Thierzuchtslehre in ihren Fortschritten an die Förderung der morphologischen Wissenschaftszweige gebunden. —

Wie ausserordentlich weitgehend die Uebertragung von Eigen-

schaften der Eltern auf die Nachkommen ist, wie zähe durch die Vererbung die Eigenthümlichkeiten des Individuum conservirt werden, geht besonders klar aus der Geschichte der pathologischen Vererbungserscheinungen hervor. Es sei in dieser Hinsicht z. B. erinnert an das gelegentliche Vorkommen von *Menschen* mit 6 Fingern, wo dann in einem oder dem andern Nachkommen derselbe Bildungsfehler wieder auftritt. Die Vererbung gerade solcher Abnormitäten muss aber besonders deshalb überraschen, weil weder beim *Menschen* noch bei anderen *Säugethieren* ein solcher überzähliger Finger im erwachsenen oder im embryonalen Zustande besteht, so dass es sich nicht um die Persistenz eines Embryonalstadiums handeln kann. Einen anderen derartigen Fall bieten uns die s. g. Haarmenschen dar, von denen mehrere Fälle bekannt sind, in denen dann auch wieder bei dem einen oder dem anderen Kinde dieselben pathologischen Erscheinungen zu Tage traten. Denn dass es sich um solche handelt in diesen Fällen excessiv starker Behaarung des Leibes, geht besonders aus dem Umstande hervor, dass bei den betreffenden Individuen zugleich das Gebiss ein aussergewöhnliches Verhalten zeigt, indem ein Theil der Zähne, zumal alle Schneidezähne, völlig fehlen.

Noch ein Punkt sei an dieser Stelle kurz angedeutet. Es lag nahe, in der Zahl der in den Dotter eindringenden Spermatozoen die oder doch eines der geschlechtsbestimmenden Momente zu vermuthen. Es ist jedoch sowohl bei den *Echinodermen* als auch bei *Nematoden* constatirt, dass in der Regel nur ein Samenelement in den Dotter gelangt. Da nun beide Gruppen des Thierreiches zu denen gehören, bei welchen die Trennung der Geschlechter bebesteht, so kann die Zahl der eindringenden Samenelemente nicht der für das Geschlecht des Embryo massgebende Factor sein. Man wird daher den Bau und die Genese der Geschlechtsstoffe, zumal der Spermatozoen, in der Hoffnung genauer studiren müssen, mit solchen Zuständen von Dimorphismus bekannt zu werden, welche die Existenz von männlichen und weiblichen Spermatozoen wahrscheinlich machen oder beweisen müssten.

Noch nach einer anderen Seite hin, als nach derjenigen der Vererbung sind durch die neueren Arbeiten die allgemeinen Grundanschauungen verändert worden. Es ist der Begriff der Zelle, welcher den neueren Untersuchungsergebnissen gegenüber eine Umgestaltung erlitten hat oder erleiden muss. Bekanntlich musste, insbesondere durch den Einfluss *Max Schulze's* der Begriff der Zelle wie er von den Begründern der Zellenlehre gefasst worden war, einer anderen Auffassung weichen, welche das Wesentliche der Zelle, in dem Protoplasmaleibe derselben und dem darin eingeschlossenen Kerne sieht. Diese Anschauungsweise ist dann von *Haeckel* und *E. van Beneden* noch mehr präcisirt worden. *Haeckel* sieht vor Allem in dem Kerne das Charakteristische der Zelle und legt daher auf das Vorhandensein oder Fehlen desselben das grösste Gewicht. Zellenähnliche Gebilde, welche des Kernes entbehren, werden als *Cytoden* bezeichnet, deren Repräsentanten im Thierreiche die *Moneren* darstellen. Da das Ei vor der Befruchtung nach der früheren Annahme den Kern ganz verliert, so geht es in den als den primitiven vorausgesetzten Zustand der Cytode zurück, ein Vorgang, auf den *Haeckel* hohes Gewicht in phylogenetischem Sinne legen zu dürfen glaubte. Andererseits aber fasst *Haeckel* bei der hohen Bedeutung, die er dem Kerne beimisst consequenter Weise die s. g. vielkernigen Zellen, die Myeloplaxes oder Osteoklasten *Koelliker's* als Zellcomplexe auf, da eine „mehrkernige Zelle“ eine contradictio in adjecto sei.

E. van Beneden führte diese Betrachtungen weiter, indem er davon ausging, dass in der Cytode die Substanz, welche in der Zelle im Kerne vereinigt ist, im Protoplasma aufgelöst oder vertheilt sei. Eine Anhäufung dieser Substanz in den Kern führt zum Begriffe der Zelle. Das Protoplasma von Zelle und Cytode kann daher nicht homolog sein, da dasselbe bei der Cytode auch noch die gelöste Kernmasse enthält. Die Bezeichnung Protoplasma für den Sarcodeleib der Zelle beibehaltend, bezeichnet *v. Beneden* nun die Substanz der Cytode als *Plasson*. Eine Ansammlung der im Plasson

enthaltenen Kernsubstanz in einen Zellkern führt die Plassonmasse in Protoplasma über.

Gewiss haben die eben vorgetragenen Auffassungen zunächst etwas sehr Bestechendes. Trotzdem aber sind sie factisch nicht durchführbar, sie repräsentiren ein wohlausgearbeitetes Schema, das nur den Fehler hat, den jetzt bekannten Thatsachen nicht Rechnung zu tragen oder tragen zu können. Es sind namentlich die *Protozoen*, welche bezüglich der Kernverhältnisse zu anderen Anschauungen drängen, dann aber auch die Befruchtungsvorgänge am Eie. Wir sahen den Furchungskern des Eies hervorgehen aus dem Eikerne, welcher vom ursprünglichen Zellkerne abzuleiten ist und dem Spermakerne, welcher sich im Protoplasma der Zelle gebildet hatte aus und um einen Spermatozoenkopf. In der Regel bildet sich nur ein Spermakern, aber auch drei und vier in den Dotter eindringende Spermatozoen finden in seinem Protoplasma das geeignete Material zur Ausbildung von Vorkernen. Ein wesentlicher Unterschied zwischen Kernsubstanz und Protoplasma, wenigstens gewissen Theilen desselben, besteht daher nicht. Das Protoplasma enthält das Material, aus welchem die Kernsubstanz ihre Zufuhr bezieht. Wenn bei der Befruchtung sich mehrere oder gar sehr viele Spermakerne bilden, so ist die Gesammtmasse des gebildeten Vorkernmaterials bedeutend grösser, als wenn nur ein Spermatozoon eindringt. In letzterem Falle bleibt daher im Protoplasma eine Menge Substanz zurück, die andernfalls zur Bildung von Vorkernen verwandt worden resp. in den Furchungskern gelangt wäre. Die Vermischung dieser Substanz mit dem eigentlichen Protoplasma würde daher als Plasson zu bezeichnen sein, und wir sehen daher, dass die Unterscheidung von Plasson und Protoplasma aus dem Grunde nicht durchführbar ist, weil im Kerne nicht die ganze Kernmaterie angehäuft ist, ein Theil derselben vielmehr noch im Zellleibe zurückbleibt.

Die Erfahrungen über das Verhalten der Kerne bei den einzelligen Protozoen wie *Infusorien*, *Amoeben* u. A. sprechen nicht minder entschieden in demselben Sinne und sie waren es nament-

lich, welche *Bütschli* bestimmten, der bisherigen Auffassung von Zelle und Kern entgegenzutreten. Bei einer grossen *Amoebe*, der *A. princeps*, fand *Bütschli**) bald einen Kern, bald zwei, drei etc. bis zu 100 und 200 sehr kleinen Kernen. So wenig wie nun ein Zellkern in morphologischer Beziehung eine andere Deutung erfahren muss je nachdem er viele Nucleolen, einen oder gar keinen enthält, wie er trotz der verschiedenartigen Mischungsweise von Kernsubstanz und Kernsaft doch immer ein Kern bleibt, so wird man auch nicht die betreffende *Amoebe* je nach der Zahl der Kerne für eine ächte Zelle oder für einen Complex von zwei, drei etc. oder für ein Syncytium erklären können, sondern man wird eher bereit sein müssen, die zur Zeit bestehenden schematischen Begriffe einer Revision zu unterziehen. Ist aber einmal erkannt, dass der Kern in eine grosse Menge von Theilstücken zerlegt auftreten kann, dass der morphologische Werth der Zelle nicht geändert wird, mag nun *ein* Kern vorhanden sein, oder *mehrere* oder *Dutzende* und *Hunderte* von Kernen, so ist nicht einzusehen, warum eine andere Deutung Platz greifen sollte, sobald die Theilung soweit gegangen, dass die einzelnen Kernchen sich dem Auge als gesonderte Elemente entziehen, mit anderen Worten der Kern ganz als solcher zu Grunde gegangen und im Protoplasma aufgelöst ist. So braucht in der That zwischen einkernigen und vielkernigen Zellen und Cytoden kein nothwendiger Unterschied und Gegensatz zu bestehen; sie können verschiedene Entwicklungsphasen ein und desselben Elementarorganismus repräsentiren. Es dürfte daher wohl kaum auf die Dauer zu rechtfertigen sein, wenn von manchen Forschern gegenwärtig auf die Existenz oder den Mangel des Kernes bei den Protozoen ein so hoher Werth gelegt wird. Es liegt der Verdacht zu nahe, dass den systematischen Aufstellungen zum Theil nur verschiedene Entwicklungsstufen zu Grunde liegen und nicht selten nahe stehende Formen auseinander gerissen seien, etwa in der Weise wie früher die

---

*) l. c. p. 164 ff.

Gattungen *Siredon* und *Amblystoma* für weit von einander abstehend galten.

Aus dem Vorausgehenden dürfte klar geworden sein, dass die Anschauungen, welche bisher hinsichtlich des Begriffes der Zelle galten, wesentlich durch die neueren Untersuchungen modificirt worden sind. Freilich ist es zur Zeit noch nicht möglich, jeder der neuen Thatsachen ihren richtigen Platz anzuweisen und sie alle zu einer einheitlichen Theorie der Zelle zusammenzufassen. Nicht Speculationen sind es, die fehlen, sondern Thatsachen, ergänzende Beobachtungen! Sicher ist es nur, dass der stolze Bau der Zellenlehre, wie er noch bis vor Kurzem als festbegründet erscheinen konnte, eingestürzt ist. Aber schon blüht aus den Ruinen frisches Leben, schon haben manche der kaum emporgeschossenen jungen Triebe kostbare Früchte gezeitigt, und die Hoffnungen, die sich an sie für eine gesunde Neugestaltung des Begriffes der Zelle in all ihren zahllosen mannigfachen Erscheinungsformen knüpfen, dürften wohl kaum zu Schanden werden.

IV. Eifurchung und Zelltheilung.

Die Lehre von der Urzeugung oder der Generatio aequivoca hat bisher bekanntlich auf dem Wege des Experimentes keine Begründung sich verschaffen können. Die *Virchow*'sche Lehre: Omnis cellula e cellula, die präcisere Fassung des bekannten *Harvey*-schen Satzes: Omne vivum ex ovo besteht daher für das Thierreich in voller Geltung, vorausgesetzt nur, dass man nicht etwa den Versuch machen wollte, den *Virchow*'schen Satz zu einem: Omnis nucleus e nucleo zuspitzen zu wollen.

Ueber die Art und Weise, wie die Zelltheilung vor sich geht, lässt sich zur Zeit noch nicht mit der wünschenswerthen Vollständigkeit und Sicherheit berichten. *Schwann* stellte sich den Hergang so vor,

dass zuerst die Kernkörperchen entständen, gleichsam aus concentrirter Lösung herauskrystallisirend. Um sie sollte sich der Kern, um diesen erst das Zellprotoplasma und die Membran bilden. Verläuft nun die Zellbildung auch nirgends in dieser Weise, so wird doch eine Art der Vermehrung und Entstehung von Zellen beschrieben, welche dem Wesen nach diesem Schema sich einreihen lässt. Es ist das die s. g. *freie Zellbildung*, bei welcher es in lebender Protoplasmasubstanz zur Entstehung von Kernen kommt, welche die Centren für ebensoviele sich entwickelnde Zellen werden. Dieser Bildungsmodus ist im Pflanzenreiche jedenfalls reichlicher vertreten als bei Thieren, wo er bei der Furchung vieler *Arthropodeneiern*, zumal der Insekten, eine Rolle zu spielen scheint. Jedenfalls unterliegt er bei Thieren denselben Betrachtungsweisen, wie bei den Pflanzen, bezüglich derer auf die wichtige Arbeit *Strasburger's* verwiesen werden muss. Besonders instructiv erscheint nach *Strasburger* die freie Zellbildung im Embryosack von *Phaseolus*, zugleich dem Objecte, an welchem die freie Zellbildung am häufigsten untersucht und schon von *Schleiden* entdeckt worden ist. In dem befruchteten Embryosacke wird *Strasburger*'s Darstellung zufolge zunächst der primäre Zellkern aufgelöst, worauf dann im wandständigen Protoplasma des sich rasch vergrössernden Embryosackes die Bildung der freien Endospermzellen eingeleitet wird, die sich an Alcoholmaterial bis auf ihre allerersten Anfänge zurückverfolgen liess. Die Kerne treten als kleine Verdichtungen im Protoplasma auf, als Mittelpunkte je einer sie umgebenden hellen Zone oder einer Kugel, deren zusammensetzende Elemente eine radiale Lagerung aufweisen. Die einzelnen sich bildenden Kerne kommen nie mit einander in Berührung oder zur Verschmelzung.

Was nun die Deutung dieser Verhältnisse betrifft, so wird *Strasburger* gewiss das Richtige getroffen haben, wenn er bemerkt, es sei die freie Zellbildung nicht als ein ursprünglicher Vorgang anzusehen, sondern als ein durch Verkürzung der Entwicklung aus der Theilung hervorgegangener. Dieser Gesichtspunkt wird wohl

auch für die Beurtheilung der Blastodermbildung der *Arthropoden* massgebend sein. Als Beleg für die Richtigkeit seiner Auffassung sieht *Strasburger**) namentlich das Ei der *Coniferen* an. „Bei den *Cupressineen* wird der primäre Zellkern aufgelöst, die Stärke die unter dem Einfluss der Befruchtung sich vornehmlich in seinem Innern gebildet hatte, sammelt sich jetzt in dem oberen Ende des schmalen Eies an und dieses Ende zerfällt nun simultan in meist drei oder auch etwas mehr über einander liegende Zellen mit deutlichen centralen Zellkernen." In gleicher Weise treten im Eie der *Abietineen* gleichzeitig vier Zellen auf. „Sie entstehen völlig unabhängig von einander und zeigen trotzdem von Anfang an eine solche gegenseitige Beziehung, als wären sie der wiederholten Theilung einer den Eischeitel einnehmenden Zelle entstammt. Hier ist also die Entwicklung verkürzt, die Zellen treten durch freie Zellbildung auf, und doch ist ihre ursprüngliche Anordnung, die sie aufeinanderfolgenden Theilungsschritten nur verdanken konnten, noch völlig rein erhalten." Ist aber die freie Zellbildung ein aus der Theilung abgeleiteter Modus, so wird es nicht überraschen können, dass man beide auch bei mehr oder minder nahe verwandten Formen einander ersetzen sieht. So wird bei vielen Metasperma (Angiospermen) in den Embryosäcken das Endosperm durch Zelltheilung, bei anderen aber durch freie Zellbildung erzeugt.

In welcher Verbreitung etwa dieser Modus der freien Zellbildung im Thierreiche bestehe, muss ferneren Untersuchungen zur Ermittlung überlassen werden. Schon jetzt lässt sich aber erkennen, dass weitaus der verbreitetste Modus der Zelltheilung im Thierreiche sowohl, als wahrscheinlich auch bei den Pflanzen derjenige ist, welchen *Auerbach* als den *palingenetischen* bezeichnete, und welcher, durch die Eifurchung besonders charakteristisch vertreten, uns alsbald eingehend beschäftigen wird. Daneben werden als etwas abweichende Vermehrungsarten noch beschrieben die einfache

*) *E. Strasburger,* Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875 p. 225.

Theilung und die *Knospung* von Zellen. Diese beiden letzteren Fälle sind im Wesentlichen als identisch anzusehen, indem der zwischen ihnen bestehende Unterschied nur ein gradueller ist. Findet die Zerlegung der betreffenden Zelle in zwei neue in der Weise statt, dass beide von gleicher Grösse sind, so spricht man von *Theilung*, löst sich aber von der Masse der Zelle ein kleinerer, natürlich auch mit einem Kerne versehener Theil ab, so wird dieser als *Knospe* bezeichnet. Wie weit diese beiden Modi, oder im weiteren Sinne eine ächte Theilung im Thierreiche wirklich besteht, lässt sich zur Zeit noch nicht überblicken. Sicher ist es, dass viele Fälle, die bisher als besonders gute Typen für die einfache Theilung galten, dem palingenetischen Modus angehören. So steht es z. B. mit der von *Bütschli* genauer untersuchten „Theilung“ der embryonalen Blutkörperchen des *Hühnchens*, und auch für Epithelzellen sind schon ähnliche Angaben gemacht worden.

Dass überhaupt die Theilung als ein bei der Vermehrung der Zellen in Betracht kommender Modus gelten müsse, hat *Auerbach* ausdrücklich hervorgehoben. Auch *Bütschli* vermag dem nicht entschieden entgegenzutreten, zumal seine über die Vermehrung der Knorpelzellen angestellten Untersuchungen eine Uebertragung der bei der Eifurchung zu constatirenden Erscheinungen auf alle sich vermehrenden Zellen nicht zuliessen. Aechte Theilung scheint namentlich bei den *einzelligen Protozoen* vorzukommen, wie u. a. eine von *F. E. Schulze* bezüglich der Theilung von *Amoeba polypodia* gemachte Erfahrung lehrt. In derselben Thiergruppe finden wir auch instructive Belege für die Vermehrung durch Knospung. Einen solchen Fall stellt z. B. die Knospung der *Podophrya gemmipara*, eines Infusorium's, dar. Andere Fälle von Knospung haben sich jedoch als Theilungszustände nachweisen lassen, so dass die Vermehrung von Zellen durch Knospung bei den *Metazoen* zu den seltenen Erscheinungen gehören dürfte, vorausgesetzt, dass sie überhaupt vorkommt. Als einen typischen Fall von Zellvermehrung durch Knospung sah man früher die Vermehrung der Lymph-

körperchen in der Milz *junger Säugethiere* an. Die betreffenden Zellen unterscheiden sich jedoch nur dadurch von anderen ähnlichen, dass eine Theilung des Kernes nicht nur zuerst in zwei sondern in drei bis fünf ziemlich gleich grosse Stücke erfolgt, die noch durch Fäden unter einander zusammenhängen. Es liegt somit nur eine besondere Modification des Theilungsactes vor, nicht eine Knospung, denn bei letzterer bleibt die Mutterzelle, von welcher sich die anderen abschnüren, als grössere an Ort und Stelle verbleibende Zelle erhalten. Die Theilung einer Zelle in zwei und diejenige in drei bis fünf neue Zellen erscheint somit im Gegensatze zum palingenetischen Typus als verschiedene Form eines einzigen Vermehrungsmodus.

Ehe wir uns zur Besprechung der *Eifurchung* wenden können, haben wir noch zweier anderer Vermehrungsweisen der Zellen zu gedenken. In älteren Werken über Histologie findet man weitläufig eine besondere Vermehrungsweise besprochen, welche als *endogene Zelltheilung* bezeichnet wurde. Dieselbe ist jedoch als auf Missverständnissen beruhend jetzt ad acta gelegt für die meisten der Fälle, welche man früher diesem Begriffe unterordnete. Dieselbe sollte darin bestehen, dass sich im Innern einer Mutterzelle eine ganze Brut von Tochterzellen entwickele. Als typisches Beispiel diente der *Hyalinknorpel*, in dem man bekanntlich oft Nester von Zellen, Anhäufungen jüngerer Zellen in einer Kapsel antrifft. Allein gerade der hyaline Knorpel ist besonders geeignet, die Irrigkeit der älteren Auffassung erkennen zu lassen. Denn die s. g. Tochterzellen liegen gar nicht im Innern einer Mutterzelle, sondern sie sind nur umschlossen von der Knorpelkapsel, welche die ursprüngliche Mutterzelle als Intercellularsubstanz abschied. Die Zelle selbst aber hat sich in toto getheilt. Einen ähnlichen Fall bot die *Dotterfurchung* dar, wobei schliesslich der ganze Embryo noch umschlossen ist von der Dotterhaut; von jener Membran also, welche das reife befruchtungsfähige oder befruchtete Ei als äussere Abscheidung bildete. Sobald dieselbe aber überhaupt einmal abgeschieden ist, erscheint sie der von ihr umschlossenen Zelle gegenüber

als ein fremder Körper. Sie kann zu Grunde gehen oder fortbestehen, das ändert an dem morphologischen Werthe der Zelle gar nichts. Es hat daher der früher in der Histologie so geläufige Begriff eine weitgehende Einschränkung erfahren, an der u. a. auch der Umstand Schuld trägt, dass viele früher auf endogene Erzeugung bezogenen Fälle eine andere Erklärung fanden. So ist es z. B. von den farblosen Blutkörperchen bekannt, dass sie andere oder rothe Blutkörperchen fressen können und ferner zu Wanderungen befähigt sind, welche vielen früher unverständlichen oder falsch erklärten Vorgängen zu Grunde liegen. Wenn man in Geschwülsten und Eiterherden nicht selten in grossen Zellen Haufen von kleineren findet, so weiss man jetzt, dass es sich dabei nicht um eine Brut von endogen erzeugten Zellen handelt, sondern um eingewanderte Leucocyten.

Durch die angeführten Momente ist der Begriff der endogenen Zellzeugung zwar in der Histologie sehr beschränkt und für die höher organisirten Thiere in mehr oder minder weit gehendem Grade zurückgewiesen worden, aber als beseitigt wird er darum keinesfalls [gelten können. Es sind vorzugsweise die niederst organisirten Thiere, bei welchen wir diese Form der Vermehrung antreffen, die *Mesozoen* *) und *Protozoen.* Unter letzteren bieten namentlich die *Infusorien* gute Belege. Besonders instructiv ist die Fortpflanzung durch Schwärmerbildung bei den *Acineten.***) Der Kern treibt im Innern des Thieres Fortsätze, die sich ablösen und mit dem umgebenden Protoplasma zu Schwärmern werden. Wird das an der *Oberfläche* des Mutterleibes gelegene Protoplasma statt des *centralen* zur Bildung des Leibes der Tochterzellen benutzt, so verläuft die Vermehrung unter dem Bilde der Knospung, wie bei *Podophrya gemmipara.* In der That besteht nach *R. Hert-*

*) *E. v. Beneden,* Recherches sur les Dicyemides, survivants actuels d'un embranchement des Mésozoaires. Bruxelles 1876, Extr. des Bull. d. l'Ac. roy. de Belgique. 2[me.] Ser. T. XLI—XLII.

**) cf. *R. Hertwig,* Ueber Podophrya gemmipara. Morph. Jahrb. v. Gegenbaur. Bd. I. 1875 p. 71.

wig kein wesentlicher Unterschied zwischen der ächten Knospung der Infusorien und der ins Innere des Leibes verlegten Schwärmerbildung, einem Vorgange, der als innere Knospenbildung angesehen werden kann.

Gemeinsam den bisher berührten Zellvermehrungsweisen mit Ausschluss nur der freien Zellbildung, ist die Continuität der Kerngenerationen. Nun soll aber — cf. *W. Krause**) — u. A. auch ein Modus der Zellvermehrung existiren, wobei für gewisse Zellen diese Beziehung der Kerne zu denjenigen anderer Zellen nicht bestände. An Epithelien z. B. dem Plattenepithel an der Vorderfläche der Cornea findet sich danach der folgende Vorgang. Die untersten Zellen sitzen durch einen Stiel fest, der sich in eine Fussplatte verbreitert. Es kommt nun zur Ablösung der Zelle nebst ihrem Kerne von dem Fussgestelle, welches dann in sich einen neuen Kern entwickelt und sich somit zu einer neuen Zelle ergänzt. Indem ich statt auf die ausgedehnte Literatur der letzten 10 Jahre über die Frage nach der Regeneration der Epithelien, zumal an der Hornhaut, auf die Darstellung von *W. Krause* verwiesen, unterlasse ich nicht, darauf hinzuweisen, dass die ganze Frage noch nicht abgeschlossen ist, trotz aller Bemühungen diesen unbequemen Typus der Zellvermehrung zu beseitigen. Sollte dies schliesslich doch nicht gelingen, so würde sich dieser Modus der Zellvermehrung der freien Zellbildung anschliessen, bei welcher es ja auch im Innern des Zellprotoplasma zur Entwicklung von Kernen kommt.

Mag nun immerhin erst durch weitere Untersuchungen festgestellt werden, welche Arten der Zellvermehrung noch vorkommen, so viel dürfte wohl jetzt schon zu erkennen sein, dass der verbreitetste Modus im Thier- und Pflanzenreiche, derjenige zugleich, welcher bei der Furchung des Eies constant zur Beobachtung gelangt, jener Typus der Zellvermehrung ist, welchen *Auerbach***) den

*) *W. Krause*, Handbuch der menschlichen Anatomie, 3. Aufl. I. Bd. 1876. p. 16 und 24. —

**) *L. Auerbach*, Organologische Studien. II. Heft. Breslau 1874 p. 187 ff. —

palingenetischen nannte. Die eingehendsten Untersuchungen über denselben verdankt man für die Pflanzen *Strasburger**), für thierische Zellen *Bütschli*. Wir werden denselben zunächst am *Ei* betrachten, das wir im letzten Abschnitte nach beendeter Verschmelzung von Eikern und Spermakern verliessen. Der so gebildete *Furchungskern* erleidet alsbald Metamorphosen, welche die Theilung der Zelle einleiten. Der Kern selbst nimmt dabei an Deutlichkeit etwas ab, so dass man früher glaubte, er gehe ganz zu Grunde und es bildeten sich die nächsten Kerne ganz neu. Erst *Bütschli* hat die hierbei in Betracht kommenden Vorgänge genauer erkannt, um deren Studium sich aber gleichzeitig und nach ihm noch viele andere Forscher wie *Auerbach*, *Flemming*, *Fol*, *v. Beneden* u. A. verdient gemacht haben.

Der Furchungskern verändert zunächst seine Gestalt etwas, indem er sich in die Länge streckt und dadurch eine spindelförmige Gestalt annimmt. Den auf den Eikern zuwandernden Spermakern hatten wir als das Centrum für eine weitgehende Dotterstrahlung kennen gelernt, während dem Eikerne, nachdem er einmal seinen Platz im Centrum des Eies eingenommen, eine solche nicht mehr zukam. An dem Furchungskerne, kurz nach seiner Entstehung, gewahrt man daher nur ein Centrum der radiären Dotterstrahlung. Sobald nun der Furchungskern die Spindelform angenommen, erscheint noch eine zweite Sonnenfigur im Dotter, indem jeder Pol der Spindel zum Mittelpunkte eines Strahlensystemes wird. Um die Enden der Spindel sammelt sich dabei wieder klares Protoplasma als ein heller Hof an, von welchem, als dem Attractionscentrum**) radiär die Protoplasmastrahlen ausgehen. Die nun im Dotter

---

*) *E. Strasburger*, Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875. II. Aufl. 1876.

**) Das ganze Bild erinnert an die Figuren, welche in Eisenstaub unter der Einwirkung eines Magneten entstehen. In der That liegt der Gedanke sehr nahe, dabei an elektrische Erscheinungen zu denken. Es könnte dann etwa der Eikern das *negativ* der Spermakern das *positiv* elektrische Element darstellen, oder umgekehrt. Damit würde die Erscheinung stimmen, dass Spermakerne sich abstossen, Eikern und Spermakern einander anziehen. Doch muss der Versuch einer weiteren Durchführung des Gedankens sofort zur Erkenntniss der Unmöglichkeit einer so einfachen schematischen Erklärung führen.

vorhandene Figur hat die Gestalt einer Hantel, wobei die Köpfe derselben die Centren für die Sonnenfiguren bilden. Diese hantelförmige Figur hat *Auerbach**) die *karyolytische Figur* oder auch kurzweg das *Karyolyma* genannt. *Auerbach* stellte sich nämlich vor, es gehe der Kern ganz zu Grunde und der dabei nach Untergang der Membran ausströmende Kernsaft treibe die Masse des Dotters in der Weise aus einander, dass dadurch die bezeichnete Figur entstehe. Diese Auffassung ist nun durch *Bütschli's* Beobachtungen über das Verhalten des Kernes widerlegt, ja es hat *Bütschli* es sogar wahrscheinlich gemacht, dass die ganze Kernspindel auch nachdem sie den gleich zu beschreibenden Zerfall erlitten noch von einer feinen Membran umschlossen bleibt.

Der Kern löst sich also nicht im umgebenden Protoplasma auf, sondern erleidet einen Zerfall in Fäden oder Fasern. Die Spindelfasern wie *Bütschli* sie nennt, die „Kernfäden" *Strasburger's*, führen durch ihre weiteren Veränderungen zur Entstehung der neuen Kerne. Die Zahl der Spindelfasern ist eine mässig grosse, meist wohl zwischen 12 — 24 schwankende. Wir haben dann die Kernspindel aus einer Anzahl bündelförmig zusammenliegender Spindelfasern zusammengesetzt. Jede derselben reicht von einem hellen Hofe der karyolytischen Figur bis zum anderen. Genau in der Mitte der Spindel erhält nun jede Spindelfaser eine Anschwellung, so dass im Aequator der Spindel eine Verdickungszone entsteht. Bei den Pflanzenzellen verschmelzen bisweilen die benachbarten Anschwellungen so unter einander, dass eine aquatoriale Scheibe, die *Kernplatte Strasburger's* entsteht. Bei den thierischen Zellen bleiben die einzelnen Anschwellungen in der Regel getrennt, doch kann es auch zur Bildung einer wirklichen Platte kommen, wie *Bütschli* es an den embryonalen Blutkörperchen des *Hühnchen* beobachtete. Die Regel ist, bei Thieren wie bei Pflanzen, dass die aus Stäbchen oder Kügelchen bestehenden Elemente der Kernplatte sich unter einander nicht verbinden. Wenn

*) l. c. p. 222.

man gleichwohl, auch bei Thierzellen von Kernplatten spricht, so geschieht es unter Berücksichtigung des eben hervorgehobenen Umstandes, dass eine eigentliche Platte nicht darunter zu verstehen ist. —

Nur kurze Zeit wird die beschriebene Anschwellung der Spindelfaser genau in der Mitte derselben angetroffen. Bald theilt sich dieselbe in zwei gleich grosse, welche sich von einander entfernen gegen die freien Enden der Spindel hin. Dabei bleibt jedoch zwischen beiden ein verbindendes Mittelstück der Spindelfaser erhalten, so dass man sich den Vorgang nicht als eine Theilung vorzustellen hat, sondern als eine locale stärkere Ansammlung von Kernsubstanz, welche sich ohne die Continuität der Faser aufzuheben vom Mittelpunkte aus jederseits an der Faser gegen deren freies Ende hin verschiebt. Die Spindelfaser hat dann das Aussehen einer Schnur, in welcher nahe an jedem Ende sich ein Knoten befindet. Die Knoten der Spindelfasern liegen alle in gleichem Abstande vom Aequator der Spindel, sodass gewissermassen aus einer Kernplatte deren zwei geworden sind, welche immer mehr an das Ende der Spindel rücken. Sind sie hier angelangt, so verschmelzen je einige benachbarte unter einander zu einem Vorkerne und diese verbinden sich schliesslich alle zusammen zu einem einzigen grossen Kern. Derselbe zieht allmählich immer mehr von der Substanz der Spindelfasern an sich, welche schliesslich in der Mitte einreissen, worauf der Rest jederseits noch in den Kern aufgenommen wird.

So sind zwei neue Zellkerne gebildet, welche ihrer Substanz nach im wesentlichen von dem ersten Kerne, dem Furchungskerne, abstammen. Doch wird offenbar auch aus dem das Spindelende umgebenden hellen Hofe Substanz herangezogen, da sonst die Massenzunahme der Kerne bei der Theilung unverständlich bliebe. Früher glaubte man wohl auch, es entständen die betreffenden Kerne ganz neu, indem entweder der helle Hof der karyolytischen Figur direct zum Kerne würde, oder dieser doch nahe dabei im Stiele der Hantelfigur sich anlege. Nach der Bildung der neuen Kerne verblasst

die Strahlenfigur um dieselben immer mehr, um schliesslich zu verschwinden. Der Leib der Zelle, welcher sich etwas in die Länge gestreckt hat, erhält in der Richtung des ehemaligen Aequators der Kernspindel, also senkrecht zu einer die beiden neuen Kerne verbindenden Linie, eine ringförmige Furche, welche tiefer wird und so schliesslich die beiden neugebildeten Zellen von einander trennt. In jeder dieser Zellen wiederholt sich nun derselbe Vorgang, welchen wir eben in der ersten Furchungszelle sich vollziehen sahen. Der Kern streckt sich zur Spindel, die einen faserigen Zerfall erfährt, an den Polen der Spindel bilden sich helle Höfe mit Dotterstrahlung u. s. w. ganz wie bei der ersten Theilung. In der Regel erfolgt, wie eben beschrieben, die Theilung des Dotters gleich nach jener des Kernes. Doch muss auch folgender von *Selenka* gelegentlich beobachteter Fall als normal angesehen werden. Es bildet sich dann die Ringfurche des Dotters, wodurch derselbe die Biscuitform annimmt wie gewöhnlich, allein sie führt nicht zur Theilung, sondern verliert sich, um erst wiederzukehren zugleich mit der zweiten rechtwinklig zu ihr stehenden Dotterfurche. Dann liefert die erste Furchung des Dotters vier gleich grosse Zellen. Ein principieller Unterschied besteht natürlich zwischen diesem Modus und dem oben beschriebenen nicht. Die gleiche Erscheinung haben wir ja oben bei Besprechung der Theilung kennen gelernt an den früher irrthümlicher Weise auf Knospung bezogenen Theilungsvorgängen der Lymphkörperchen in der Milz junger Säugethiere.

Denselben Modus der Zelltheilung, den wir hier vom sich furchenden Eie kennen lernten, der aber nach den Erfahrungen von *Bütschli* u. A. eine viel weitere Verbreitung zu besitzen scheint, hat *Strasburger* als einen im Pflanzenreiche weit verbreiteten Vorgang nachweisen können. Die Verhältnisse bieten so viele übereinstimmende Züge, dass es hier genügt, die Differenzen hervorzuheben. Schon oben wurde darauf hingewiesen, dass bei den Pflanzenzellen die äquatoriale Verdickungszone des Furchungskernes resp. der Kernspindel zuweilen die Gestalt einer Scheibe annimmt, die *Stras-*

burger als Kernplatte bezeichnete. So ist es z. B. der Fall bei den Pollenmutterzellen von Allium narcissiflorum. Die Regel ist dies jedoch nicht. „Die Kernplatte", bemerkt *Strasburger* „ist selten continuirlich, besteht vielmehr meist aus einer Schicht getrennter Stäbchen oder Körner."

Ein wichtiger Unterschied zwischen Pflanzen- und Thierzellen besteht hinsichtlich der Theilung in der Art, wie die Trennung der beiden durch Theilung entstandenen Zellen vor sich geht. Bei den Thierzellen sahen wir die Kernfasern in der Mitte einreissen, den Rest derselben jederseits in den Kern gelangen und die Theilung ausschliesslich vom Dotter ausgehen. Bei den Pflanzenzellen knüpft aber nach *Strasburger's* Darstellung der Vorgang der Abschnürung beider Zellen wesentlich an den Zellkern an. In der Mitte der Kernspindel tritt, nachdem die Hälften der Kernplatten gegen deren freie Enden gerückt und zum Kern geworden sind, abermals eine Verdichtungszone im Aequator auf, wie bei Anlage der Kernplatten. Die so sich bildende Platte nennt *Strasburger* Zellplatte. Sie spaltet sich weiterhin in drei Lamellen, die über den Umfang der Kernspindel hinauswachsend zum Abschluss der neu entstandenen beiden Zellen von einander führen. Die beiden äusseren Lamellen, welche sich durch ihr homogenes Aussehen von der faserigen mittleren unterscheiden, gehören zu den ihnen anliegenden Zellen, die mittlere bleibt als eine intercelluläre Scheidewand bestehen. Solche Zellplatten betheiligen sich bei thierischen Zellen nicht an der Trennung derselben. Das Einzige, was auf sie hinweist und es wahrscheinlich macht, dass darin eine ursprünglich Pflanzen und Thieren gemeinsame Einrichtung vorliege, ist der Umstand, dass auch in Thierzellen nach Bildung der neuen Kerne in der Mitte der Spindelfasern zuweilen abermals eine aquatoriale Anschwellung auftritt. So beschreibt es *Bütschli* bei den Eiern von *Nephelis* und manchen *Schnecken*. Diese Andeutung einer Zellplatte hat aber nur ein theoretisches Interesse, da sie, ohne zur Membranbildung geführt zu haben, sich rückbildet und verschwindet.

Dieselben Vorgänge, welche an der ersten Furchungskugel die Theilung veranlassten, spielen sich auch an den Furchungskugeln oder Zellen zweiter, dritter u. s. w. Generation ab. Die Anordnung der so entstandenen Zellen zu Keimblättern und die Art ihrer Betheiligung an dem Aufbau des embryonalen Leibes sind Processe, welche in das Gebiet der Entwicklungsgeschichte gehören und daher nicht mehr in den Rahmen unserer Betrachtungen fallen. Nur so viel sei hier noch hervorgehoben, dass die Furchung des Eies, d. h. also die Zerlegung desselben in eine grössere Menge von Zellen durch die Theilungserscheinungen, die uns zuvor eingehender beschäftigten, Verschiedenheiten darbieten kann hinsichtlich der Grösse der einzelnen dabei entstehenden Zellen. Entweder nämlich ist die Furchung eine gleichmässige, äquale, oder sie ist ungleichmässig, inäqual. Im ersteren Falle sind die Zellen zweiter, dritter und vierter Generation alle von gleicher Grösse und Beschaffenheit. Bei der inäqualen Furchung dagegen findet sich von Anfang an oder nach den ersten noch gleichmässigen Theilungen ein Gegensatz zwischen kleineren helleren, rasch sich theilenden und vermehrenden Zellen und einer oder einigen grossen, dunkleren, langsam sich weiter theilenden Zellen. Im Verlaufe der Entwicklung werden die letzteren rasch von jenen umwuchert und es bilden sich auf diese Weise, durch Umwachsung, die beiden Keimblätter, das äussere und das innere oder das Ectoderm und das Entoderm. Letzteres liefert bald das Epithel des ganzen Darmtractus, wie z. B. bei den *Muscheln*, bald nur einen Theil desselben nämlich den Mitteldarm wie bei den *Schnecken*. Die grossen Entodermzellen enthalten dabei in ihren Dotterelementen Stoffe, die weiterhin zur Ernährung des Eies verwendet werden. Diese Bedeutung der wenigen grossen Entodermzellen als Dotterreservoire tritt bei manchen Thiergruppen immer mehr in den Vordergrund, wobei dann die Betheiligung der Entodermzellen am Aufbaue des Darmes immer mehr zurücktritt, wie bei den *Pteropoden*, um schliesslich ganz aufzuhören. Diesen Fall finden wir unter

den *Mollusken*, bei den *Cephalopoden*, unter den *Wirbelthieren*, bei den *Reptilien* und *Vögeln* vertreten. Die ganze Masse des Eies, welche unter anderen Umständen in einige oder viele dunkle Entodermzellen zerfallen wäre, betheiligt sich nun gar nicht mehr an der Entwicklung, sie dient nur als Dottermagazin. Der ganze Dotter ist das Homologon der einen grossen dunklen Entodermzelle, welche bei der inäqualen Furchung durch den ersten Theilungsact entsteht. Der ganze Leib solcher Thiere wird dann allein vom Ectoderm aufgebaut. Will man gleichwohl bei derartigen Fällen die Zellen, welche das Darmepithel liefern, als Entodermzellen bezeichnen, so wird man dieses Entoderm als secundäres*) bezeichnen müssen. Natürlich ändert sich mit diesen Veränderungen auch der Verlauf der Furchung, die nicht mehr im ganzen Eie, sondern nur an einem Theile desselben Platz greift. Die Furchung wird dann als eine *partielle* bezeichnet im Gegensatze zu der erst besprochenen *totalen*. Nach dem eben Bemerkten lassen sich aber beide auf einander beziehen. Die partielle Furchung repräsentirt einen aus der inäqualen hervorgegangenen Furchungmodus, bei welchem in dem sonst zur ersten Entodermzelle werdenden Theile des Dotters der ersten Furchungskugel die nutritive Funktion durch enorme Anhäufung von Dottermaterial so sehr das Uebergewicht gewonnen hat, dass jede formative Thätigkeit darin erstickt worden ist.

Erlangen, den 10. December 1877.

---

*) Man vergleiche hierüber *H. v. Jhering:* Ueber die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876. Das Verdienst, den Nahrungsdotter zuerst als Entodermproduct in Anspruch genommen zu haben, gebührt *E. Haeckel:* Studien zur Gartraeatheorie, Jena 1877. Von der hier vorgetragenen Auffassung unterscheidet sich diejenige *Haeckel's* nur darin, dass er den Nahrungsdotter nicht vom ganzen primären Entoderm, sondern von den bei manchen Schnecken u. a. vorkommenden Proviantzellen desselben ableitet.

Druck von Leopold & Bär in Leipzig.

c